

SÉRIE A, n° 355

N° D'ORDRE: 1021

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

JOSEPH THOMAS

DOCTEUR EN MÉDECINE

1^{re} THÈSE. — ANATOMIE COMPARÉE ET EXPÉRIMENTALE DES FEUILLES
SOUTERRAINES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 28 Avril 1900, devant la Commission d'Examen

MM. BONNIER. *Président*

VELAIN
CHATIN } *Examineurs*

LILLE
LE BIGOT FRÈRES, IMPRIMEURS-ÉDITEURS
68, rue Nationale, et 25, rue Nicolas-Leblanc.

—
1900



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550232_0059

SÉRIE A, n° 355

N° D'ORDRE: 1021

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

JOSEPH THOMAS

DOCTEUR EN MÉDECINE

1^{re} THÈSE. — ANATOMIE COMPARÉE ET EXPÉRIMENTALE DES FEUILLES
SOUTERRAINES.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 28 Avril 1900, devant la Commission d'Examen

MM. BONNIER. *Président*

VELAIN }
CHATIN } *Examineurs*



LILLE

LE BIGOT FRÈRES, IMPRIMEURS-ÉDITEURS

68, rue Nationale, et 25, rue Nicolas-Leblanc.

—
1900

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen Gaston DARBOUX, Prof^r. Géométrie supérieure.

Professeur honoraire HERMITE.

DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.

TROOST. Chimie.

LIPPMANN Physique.

HAUTEFEUILLE Minéralogie.

BOUTY Physique.

APPELL Mécanique rationnelle.

DUCLAUX Chimie biologique.

BOUSSINESQ Physique mathématique et Calcul des probabilités.

PICARD Analyse supérieure et Algèbre supérieure.

H. POINCARÉ Astronomie mathématique et Mécanique céleste.

Yves DELAGE Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.

Professeurs

Gaston BONNIER Botanique.

DASTRE Physiologie.

DITTE Chimie.

MUNIER-CHALMAS . . . Géologie.

GIARD Zoologie, Évolution des êtres organisés.

WOLF Astronomie physique.

KENIGS Mécanique physique et expérimentale.

VÉLAIN Géographie physique.

GOURSAT Calcul différentiel et Calcul intégral.

CHATIN Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.

PELLAT Physique.

HALLER Chimie organique.

PUISEUX Mécanique et Astronomie.

RIBAN Chimie analytique.

RAFFY Analyse et Mécanique.

Professeurs-adjoints

LEDUC Physique.

MÂTRUCHOT Botanique.

HAUG Géologie.

HADAMARD Calcul différentiel et calcul intégral.

Secrétaire FOUSSEREAU.

A MONSIEUR GASTON BONNIER

Membre de l'Institut.

Professeur de Botanique à la Sorbonne.

Témoignage de reconnaissance.

ANATOMIE COMPARÉE ET EXPÉRIMENTALE DES FEUILLES SOUTERRAINES

par M. Joseph THOMAS

INTRODUCTION

On sait qu'il existe, au point de vue de la morphologie extérieure, de grandes différences entre les feuilles aériennes et les écailles souterraines. En effet, chez beaucoup de Monocotylédones, et en particulier chez les Liliacées et les Amaryllidées, on remarque au bas de la tige des renflements appelés bulbes et qui sont formés d'un grand nombre d'écailles épaissies. Tantôt ces écailles s'enveloppent complètement comme autant de tuniques et le bulbe est dit tunique (*Tulipa*, *Hyacinthus*, etc.) ; tantôt elles s'imbriquent à la manière des tuiles d'un toit et le bulbe est dit écailleux (*Lilium*, etc.) Quoi qu'il en soit, les écailles situées au centre même du bulbe présentent généralement une coloration plus ou moins blanchâtre ; elles possèdent une épaisseur plus considérable et d'importantes matières de réserve s'accumulent dans leur parenchyme ; les écailles les plus externes sont, au contraire, plus minces, de coloration brunâtre, se flétrissent et finissent par se dessécher.

Chez beaucoup de Dicotylédones, on trouve, étagés sur les rhizomes, de petits appendices foliacés, plus ou moins réduits, minces et bruns et à l'aisselle desquels se développe un jeune bourgeon. Il est évident que l'écaille souterraine qui, dans le premier cas, jouait un rôle de réserve, joue, dans le second, le rôle d'organe protecteur.

Il était intéressant de rechercher si l'organisation intérieure de ces organes présentait des variations de structure en

rapport avec les différences de forme extérieure. C'est donc une étude comparative de l'anatomie des écailles souterraines et des feuilles aériennes que nous nous sommes proposé de faire dans ce travail.

Un grand nombre de botanistes se sont occupés de la morphologie extérieure des écailles ; d'autres, en étudiant l'influence que joue le milieu souterrain, sont arrivés à en parler incidemment. Mais aucun travail d'ensemble n'a été entrepris sur la structure même de ces organes.

Vaupell (1) a signalé, un des premiers, les différences anatomiques importantes qui existent entre les rhizomes et les tiges aériennes. Il a constaté dans les parties développées sous terre :

- 1° Une prédominance du parenchyme cortical ou médullaire sur les faisceaux vasculaires ;
- 2° Un faible développement du prosenchyme ;
- 3° Un arrêt fréquent dans l'évolution des faisceaux libéro-ligneux.

Cette troisième conclusion, en particulier, est intéressante, car nous la retrouvons dans toutes les écailles sans exception. La réduction du nombre et des dimensions des faisceaux est en effet un des traits distinctifs les plus généraux que nous ayons rencontrés. L'influence du milieu souterrain qui produit un ralentissement de la vie de la plante, doit amener par suite un développement moindre de l'appareil vasculaire.

Dans sa contribution à l'étude des stomates, M. Weiss (2) a noté la diminution et parfois la disparition des stomates sur les organes développés sous le sol. C'est également un résultat que nous avons eu l'occasion de vérifier dans la grande majorité des cas.

M. Chatin (3) a constaté que l'épiderme simple des tiges

(1) Untersuch. über das peripherische Wachsthum... (Sur l'accroissement périphérique des faisceaux vasculaires des rhizomes des Dicotylédones). Leipzig, 1855.

(2) Beitrag zur Kenntniss der Spaltöffnungen (Verhandlung der Zool. ind. Bot. Vereins in Wien), 1857.

(3) Sur les caractères anatomiques des rhizomes. (Bulletin de la Société Botanique de France, 1858, t. V, p. 39.)

aériennes est remplacé, dans les rhizomes, par un épiderme composé de cellules aplaties, disposées en séries radiales et colorées en brun rougeâtre. Nous trouvons de même dans les écailles souterraines, un épiderme inférieur à parois généralement épaissies et pourvues fréquemment d'une cuticule. On s'explique très bien ce fait, en songeant que l'épiderme inférieur est externe dans les écailles et, par conséquent, doit protéger des influences du dehors, les jeunes tissus situés en dedans de lui. Aussi l'on conçoit que cet épiderme soit dépourvu de cuticule dans les écailles situées au centre des bulbes souterrains, parce qu'elles sont protégées par les écailles plus âgées placées en dehors d'elles.

M. Hohnfeld, dans son travail sur la présence et la répartition des stomates sur les parties souterraines des plantes, a remarqué qu'il existait des stomates sur les écailles, mais en général, en moindres proportions que sur les feuilles aériennes.

M. Costantin (1) a consacré un très important mémoire sur les différences de morphologie externe et interne des tiges aériennes et des rhizomes des Dicotylédones. Les conclusions auxquelles est arrivé cet auteur sont les suivantes. On constate dans les tiges s'étant développées sous terre :

- 1° Le grand développement des tissus de protection (épiderme subérifié, couche subéreuse) ;
- 2° La réduction ou la disparition de l'appareil de soutien (collenchyme, anneaux fibreux, fibres libériennes) ;
- 3° Le grand développement de l'écorce et la réduction relative de la moelle ;
- 4° La faible lignification ;
- 5° La production de matières de réserve.

Nous n'insisterons pas ici sur les résultats obtenus par M. Costantin, car on aura l'occasion de voir dans le cours de ce travail, qu'ils se vérifient en tous points dans les écailles souterraines. Nous dirons seulement quelques mots au sujet de la production des matières de réserve dans les organes développés sous le sol.

(1) Étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones, 1883.

Ce fait est très général dans la structure des rhizomes. L'amidon existe surtout dans les tissus du centre de la tige, la moelle, les rayons médullaires, le parenchyme ligneux, le liber ; cette substance manque cependant dans la couche génératrice ; il existe aussi de l'amidon, mais en moins grande abondance, disséminé dans le parenchyme cortical. Les matières de réserve existent donc principalement dans la partie centrale des tiges développées sous le sol, c'est-à-dire, dans les tissus les plus protégés des influences extérieures. Dans les écailles souterraines, l'amidon est situé dans les cellules du parenchyme en contact avec l'épiderme inférieur ; l'épiderme supérieur est généralement mince, l'inférieur possède au contraire, une paroi externe épaissie, cutinisée et jouant par suite le rôle de membrane protectrice ; aussi est-ce à proximité d'elle que les matières de réserve s'accumulent. Dans les écailles situées au centre même des bulbes, elles existent disséminées dans toute l'épaisseur du parenchyme.

Mais le fait que ces matières de réserve disparaissent dans les écailles déterrées et placées à l'air et à l'obscurité, démontre nettement que l'absence de lumière n'est pas la seule cause des grandes modifications que l'on observe chez les plantes vivant sous le sol. Le milieu souterrain exerce une action directe, sans nul doute, mais il est difficile d'admettre que cette action soit purement mécanique, car les matières de réserve se forment également dans les écailles qui se sont développées dans tous les terrains, quelle que soit la nature du sol. Celui-ci ne favorise donc pas la production des matières nutritives par la seule pression qu'il exerce sur l'organe enterré. Il entre en jeu un autre facteur qui nous échappe jusqu'ici. Il serait intéressant, à ce point de vue, de faire développer des rhizomes sous le sol, mais non en contact direct avec celui-ci, afin de se rendre compte du rôle joué par les gaz circulant sous le sol, et, en particulier, de l'acide carbonique.

M. Areschoug (1) et M. Raunkier (2) ont publié, dans ces

(1) Areschoug, *Beiträge zur Biologie der Geophilen Pflanzen* (Lund, 1896).

(2) Raunkier, *De Danske Blomsterplanters Naturhistorie*, (Copenhague, 1895-1899).

derniers temps, des monographies très détaillées sur le mode de végétation des bulbes de Monocotylédones, ainsi que sur la morphologie externe des écailles souterraines, mais on n'y trouve aucun renseignement sur l'anatomie même de ces organes.

D'autres auteurs se sont occupés de la nature même des matières de réserve accumulées dans les écailles des bulbes de Monocotylédones.

M. K. Puriewitsch (1) qui a étudié la digestion des réserves dans les bulbes de jacinthe a constaté la présence du sucre réducteur et a observé au microscope des grains d'amidon en plus ou moins grande abondance.

M. Leclerc du Sablon (2) dans une série d'articles parus dans la *Revue Générale de Botanique*, s'est proposé de suivre les variations de composition qu'éprouvent les écailles d'un bulbe depuis leur formation jusqu'au moment où elles sont digérées. La période de vie ralentie correspond au minimum de l'eau et des sucres, et au maximum de matières hydrocarbonées. Pendant la période de digestion des réserves, les phénomènes inverses se produisent : l'eau et les sucres qui marchent en parallélisme complet, augmentent en de notables proportions, tandis que les matières amylacées sont réduites à leur minimum.

Ainsi qu'on peut s'en rendre compte par ce rapide aperçu bibliographique, les divers botanistes qui ont traité des écailles souterraines, ont laissé de côté l'étude anatomique de ces organes. Dans les différents ouvrages classiques, on ne trouve que fort peu de renseignements sur ce sujet.

Ce travail se divisera naturellement en deux parties :

1^o *Partie anatomique*. — Nous avons étudié, dans cette première partie, la structure d'un certain nombre d'écailles appartenant aux familles les plus diverses et nous les avons

(1) Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, t. 31, p. 1, 1897).

(2) Recherches sur les réserves hydrocarbonées des bulbes et des tubercules (Revue Générale de Botanique, tome X, 15 octobre 1898).

classées en trois groupes, selon qu'elles étaient les homologues de la gaine, du pétiole ou du limbe de la feuille.

2^e *Partie expérimentale.* — Elle comprend elle-même deux séries d'expériences.

Dans les unes, nous avons enterré certains rameaux, de manière à ce que les nouvelles feuilles produites se développent sous le sol, c'est-à-dire dans les conditions habituelles des écailles. Dans les autres, au contraire, nous avons déterré des rhizomes et les avons placés à l'air et à la lumière, de façon à ce que les écailles situées sur ces rhizomes se développent dans les conditions normales des feuilles aériennes.

Les recherches anatomiques ont été faites au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne et la partie expérimentale au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, sous la bienveillante direction de M. le professeur Gaston Bonnier, à qui j'exprime ici ma reconnaissance pour les conseils précieux qu'il m'a prodigués.

PREMIÈRE PARTIE

ANATOMIE COMPARÉE DES FEUILLES
SOUTERRAINES

(A) ÉCAILLES CORRESPONDANT A DES GAINES

Canna indica

Sur une coupe transversale, l'écaille présente un épiderme supérieur à cellules minces, allongées dans le sens transversal et dépourvu de stomates. Le tissu sous-jacent comprend deux à trois assises de cellules d'un volume supérieur à celui des cellules épidermiques et également allongées dans le sens transversal. En-dessous de ces assises, on voit une bande formée de gros faisceaux libéroligneux alternant régulièrement avec de grandes lacunes. En coupe longitudinale, ces lacunes sont interrompues par des diaphragmes composés de cellules très ramifiées, ne se touchant que par les extrémités de leurs ramifications et laissant par conséquent entre elles de nombreux espaces vides, ce qui donne à ce diaphragme l'aspect d'un crible.

En dessous de cette bande, le tissu est uniformément compact, sans méats ni lacunes, et renferme trois lignes de faisceaux libéroligneux, de moins en moins complets à mesure qu'ils se rapprochent de l'épiderme inférieur. Enfin, après trois ou quatre assises de cellules parenchymateuses situées plus bas que la dernière ligne de faisceaux, on trouve l'épiderme inférieur.

Les faisceaux de la première bande, c'est-à-dire ceux qui alternent avec les grandes lacunes, sont des faisceaux complets

avec bois et liber développés ; ils sont entourés d'une zone péricyclique plus ou moins nette sur les flancs, mais bien caractérisée en dehors du liber, où elle comprend plusieurs assises de cellules à parois épaissies. Dans les cellules les plus extérieures de cet anneau péricyclique se trouvent des mâcles très nets d'oxalate de chaux. Les faisceaux de la deuxième bande, bien que moins développés que ceux de la première, sont encore complets ; mais ceux de la troisième et de la quatrième bande ne sont plus constitués que par des îlots d'un tissu rappelant tout à fait le tissu péricyclique extralibérien des faisceaux complets, et leurs dimensions sont d'autant plus faibles qu'ils sont plus rapprochés de l'épiderme inférieur.

Dans le limbe, sous l'épiderme supérieur, le mésophylle commence par une rangée de cellules volumineuses sous laquelle apparaît un tissu palissadique très net formé d'une seule assise et auquel succède un tissu lacuneux normal ; celui-ci se termine sous l'épiderme inférieur par une rangée de grosses cellules qui n'est interrompue qu'en face des stomates nombreux sur l'épiderme inférieur et en face des faisceaux libéroligneux. Les gros faisceaux sont constitués de la façon ordinaire et ils présentent en-dessus du bois et en-dessous du liber un péricycle sclérifié ; le faisceau et son sclérenchyme occupent presque toute l'épaisseur de la feuille, depuis l'épiderme inférieur jusqu'à la rangée de grosses cellules sous-épidermiques supérieures dont toutefois les cellules sont en ce point sensiblement réduites. En alternance régulière avec les gros faisceaux, existent de petits faisceaux qui s'appuient encore directement contre l'épiderme inférieur et s'arrêtent au tissu palissadique.

Il y a entre la structure de l'écaille souterraine et celle de la gaine de la feuille aérienne une telle identité de structure qu'il est presque inutile d'en faire une description spéciale. Même structure du parenchyme, en effet, mêmes grandes lacunes diaphragmées alternant avec les faisceaux complets de la première rangée, même disposition et même réduction des autres rangées de faisceaux. La seule différence sensible

qu'on puisse y voir c'est que les cristaux d'oxalate de chaux y sont moins nombreux.

Au contraire, entre l'écaille et le limbe de la feuille, nous n'avons observé que des dissemblances. Les stomates ont disparu dans la partie souterraine ; il en est de même pour le tissu palissadique ; la structure hétérogène de la feuille est donc devenue homogène dans l'écaille. Les grandes lacunes à diaphragme formé de cellules très ramifiées n'existent pas dans le limbe ; les anneaux de péricycle entourant les faisceaux existent bien dans l'écaille, mais ils n'y sont pas sclérifiés. Enfin, les deux assises sous-épidermiques si caractéristiques du limbe manquent dans l'écaille.

L'exemple du *Canna indica* semble donc indiquer que l'écaille pourrait bien n'être qu'une *feuille réduite à sa gaine* et la présence de mâcles d'oxalate de chaux paraît signifier que des réserves ont une tendance à s'accumuler dans ses tissus.

Nous allons voir si d'autres exemples pris dans les familles les plus variées, viendront confirmer cette manière d'envisager la question.

Tussilago Farfara

Si l'on pratique une coupe transversale dans une écaille aérienne de *Tussilago Farfara*, au mois de mars, on observera les dispositions suivantes :

L'épiderme supérieur est formé de cellules allongées dans le sens transversal et à parois minces ; il ne présente ni poils ni stomates. Les cellules de l'épiderme inférieur ont, d'une façon générale, leur paroi externe cutinisée ; sous cet épiderme, il existe une assise dont les parois alternent régulièrement avec celles de l'épiderme.

Le parenchyme est constitué uniformément par des cellules de forme plus ou moins polygonale, ne laissant entre elles que de petits méats triangulaires.

Il existe dans l'écaille aérienne un nombre restreint de faisceaux libéroligneux, le plus développé, situé dans le plan médian de symétrie et trois ou quatre autres de chaque côté du précédent. Les dimensions de ces faisceaux vont en diminuant du faisceau médian aux faisceaux extrêmes. Les vais-

seaux du bois sont en nombre peu élevé dans chaque faisceau ; c'est à peine si l'on peut compter quatre à cinq éléments lignifiés de forme polygonale et de calibre très réduit. Dans le liber même, on voit de nombreuses cellules divisées en quatre par des cloisons en croix et qui semblent être des ébauches de canaux sécréteurs : les cellules elles-mêmes paraissent sécrétrices, car leur contenu a résisté à l'action de l'hyposulfite de soude.

En dehors du liber des faisceaux, les assises du parenchyme prennent une structure très régulière ; elles forment entre le faisceau et l'épiderme, trois à quatre assises de cellules rectangulaires collenchymateuses et séparées les unes des autres par de petits méats losangiques.

A la face inférieure du liber, se trouve un canal sécréteur très développé, dont les parois sont constituées par sept à huit cellules aplaties tangentiellement à la lumière. Ce canal sécréteur se retrouve en face de tous les faisceaux sans exception, même des extrêmes.

La structure de l'écaille souterraine est sensiblement la même que celle de l'écaille aérienne (fig. 1, A). Toutefois, on ne voit plus de stomates : de plus, les gros canaux infra-libériens ne sont plus formés, en coupe transversale, que de quatre cellules ; les cellules sécrétrices du liber sont également moins abondantes.

La gaine de la feuille présente la disposition normale des gaines. Il n'y a pas de différenciation en un tissu palissadique et un tissu lacuneux. Au milieu d'un parenchyme formé de cellules polygonales avec quelques méats, mais sans lacunes, on trouve un arc de onze faisceaux libéroligneux, dont un médian et cinq autres situés de part et d'autre du précédent. Le canal sécréteur existe à la partie inférieure du liber, mais son calibre est très sensiblement réduit : ses parois sont bordées par un groupe de cellules dont le nombre ne s'élève pas au-dessus de quatre ou cinq. Le tissu qui est entre le faisceau et l'épiderme inférieur est formé de cellules plus régulières, plus petites et collenchymateuses (fig. 1, B).

Il en est de même dans le pétiole où l'on voit, sur une coupe transversale, le collenchyme former un revêtement

continu, principalement accentué aux deux angles supérieurs. Les faisceaux sont, comme dans la gaine, au nombre de onze. Le parenchyme est homogène, composé de cellules polygonales séparées les unes des autres par des intervalles très réduits (fig. 1, C).

Le limbe de la feuille adulte offre également la structure normale. La différenciation en un tissu palissadique et un tissu lacuneux y est très manifeste (fig. 1, D). Le tissu palis-

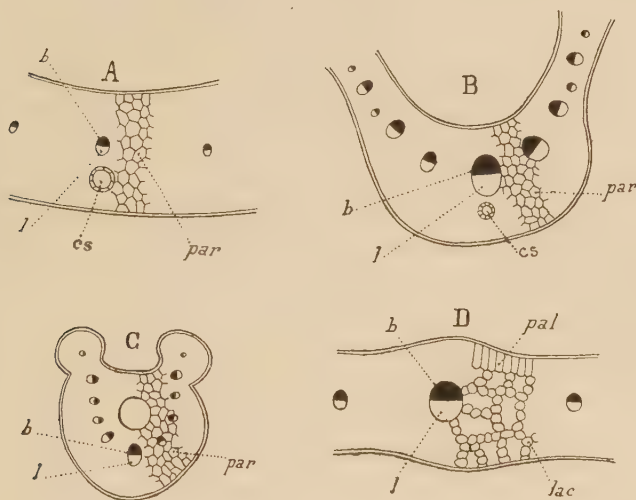


Fig. 1. — (1/2 schémat). *Tussilago Farfara*. A, Ecaille souterraine; B, Gaine de la feuille aérienne; C, Pétiole; D, Limbe; *bl*, faisceau libéro-ligneux; *par*, parenchyme homogène; *cs*, canal sécréteur; *pal*, tissu palissadique; *lac*, tissu lacuneux.

sadique qui occupe environ un tiers de l'épaisseur totale de la feuille, est constitué par deux à trois assises de cellules. Au-dessous de lui, les lacunes sont extrêmement développées. A l'inverse de ce que nous avons signalé dans l'écaille, l'épiderme inférieur a ici des parois fort minces, alors que l'épiderme supérieur a ses parois cutinisées. De même, le collenchyme manque à la face supérieure des faisceaux, alors qu'il existe à la face inférieure. Les faisceaux libéroligneux sont en nombre plus élevé que dans l'écaille et, dans chacun

d'eux, le bois est très développé. Autour de chaque faisceau, se trouve un anneau péricyclique très net. En dehors du liber, existe un canal sécréteur, moins développé que dans l'écaille aérienne, mais plus que dans l'écaille souterraine.

En résumé, dans le *Tussilago Farfara*, l'écaille aérienne qui s'est développée au mois de mars, présente, avec le limbe de la feuille adulte de l'été, les différences suivantes :

1° L'épiderme supérieur, mince et non cutinisé dans le limbe, est, au contraire, dans l'écaille, composé de cellules à parois épaissies, tandis que le fait inverse s'observe à l'épiderme inférieur.

2° La structure homogène et condensée de l'écaille aérienne est remplacée dans le limbe par une structure hétérogène avec tissu palissadique et tissu lacuneux.

3° Les faisceaux libéroligneux sont très réduits en nombre et en dimensions dans l'écaille. C'est principalement sur les vaisseaux du bois que porte cette réduction.

4° Le canal sécréteur est beaucoup moins développé dans la feuille que dans l'écaille.

Si nous comparons maintenant la structure de l'écaille, non plus à celle du limbe, mais à celle de la gaine, nous voyons que la structure générale reste la même dans les deux cas. Sans doute, les faisceaux libéroligneux sont plus développés, le collenchyme plus abondant, le canal sécréteur réduit dans la gaine ; mais dans l'écaille comme dans la gaine, la structure est homogène et compacte, les faisceaux sont disposés de la même façon. Les deux organes, écaille et gaine, présentent donc de grandes analogies de structure.

Comparons l'écaille aérienne à l'écaille souterraine. Dans cette dernière les stomates manquent ; il en est de même pour les poils. Le bois, comme dans l'écaille aérienne, est très réduit, mais il n'y a plus ici ces assises régulières de cellules de soutien situées entre le faisceau et l'épiderme inférieur ; les parois des cellules mêmes sont moins épaissies ; enfin, le canal sécréteur existe, mais très réduit.

En somme, les trois organes, écailles aérienne, souterraine et gaine, présentent de grandes ressemblances. La seule

différence qui existe entre l'écaille souterraine et les deux autres organes réside surtout dans la réduction très grande du collenchyme et l'importance moindre du système sécréteur.

Donc, le *Tussilago Farfara* nous montre encore que l'écaille souterraine n'est autre chose qu'une feuille réduite à sa gaine, avec toutefois des différences de structure dont nous déterminerons ultérieurement l'origine et la cause.

Smilax excelsa

L'écaille souterraine du *Smilax* possède un épiderme supérieur composé de cellules petites, allongées dans le sens transversal, à parois généralement peu épaissies. Le parenchyme uniforme est constitué par des cellules de forme plus ou moins arrondie, sans lacunes. L'épiderme inférieur est formé de cellules plus petites que celles du parenchyme et allongées perpendiculairement à la surface : elles sont pourvues de cuticule. Les faisceaux libéroligneux sont disposés sur un arc unique, et présentent une alternance régulière, un faisceau de grandes dimensions étant toujours situé entre deux petits. Chacun de ces faisceaux, grands ou petits, est entouré d'un anneau complet de sclérenchyme ; les faisceaux eux-mêmes renferment des vaisseaux ligneux en nombre peu élevé (fig. 2, A).

Sur une coupe faite dans la région inférieure de la gaine, on observe une disposition identique (fig. 2, B) ; à un épiderme supérieur cutinisé fait suite un parenchyme composé de cellules arrondies avec peu de méats. Les faisceaux sont également disposés sur un arc unique ouvert en haut et présentent la même alternance régulière. Toutefois, leur nombre est plus élevé que dans l'écaille et le sclérenchyme qui les entoure est plus abondant ; les bords de ces anneaux de sclérenchyme arrivent au contact les uns des autres. L'épiderme inférieur a ses parois fortement cutinisées.

Si on pratique une coupe à la partie supérieure de la gaine (fig. 2, C), on constate une dissymétrie qui est due à la disparition des faisceaux intercalaires, dissymétrie qui serait,

pour M. Colomb (1) plus apparente que réelle, « attendu, dit-il, que si l'on suit pas à pas la marche des faisceaux en observant toutes les coupes, on voit que les petits faisceaux se rapprochent peu à peu des gros, jusqu'à venir se confondre avec eux par juxtaposition. » La coupe présente, au milieu d'un parenchyme uniforme composé de cellules polygonales intimement appliquées les unes contre les autres, les faisceaux libéroligneux disposés selon un arc presque complètement fermé.

Le limbe est nettement différencié en deux ou trois assises palissadiques qui occupent à peu près le tiers de l'épaisseur du mésophylle et un tissu lacuneux (fig. 2, D). A la face

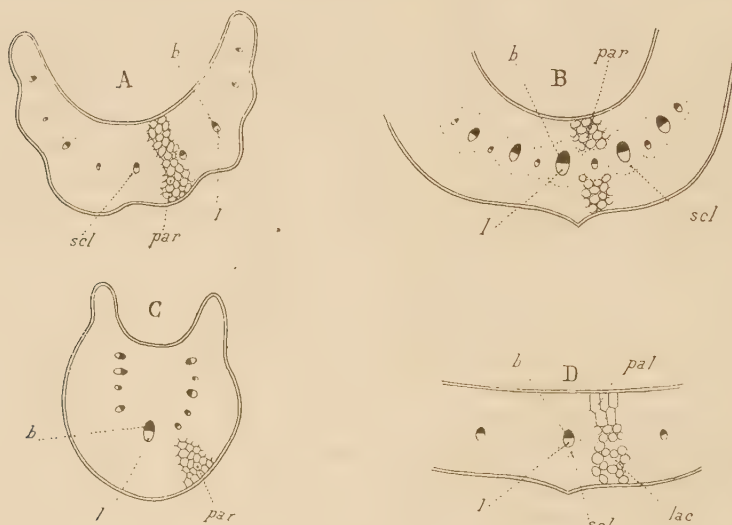


Fig. 2. — (1/2 schémat). *Smilax excelsa*. A, Ecaille souterraine; B, Gaine de la feuille aérienne; C, Pétiole; D, Limbe; *par*, parenchyme homogène; *b, l*, faisceau libéroligneux; *scl*, sclérenchyme; *pal*, tissu palissadique; *lac*, tissu lacuneux.

supérieure, l'épiderme est formé de cellules arrondies à paroi externe cutinisée, tandis qu'à la face inférieure, il a ses cellules tabulaires. Les faisceaux libéroligneux sont entourés

(1) Colomb : Recherches sur les stipules. *Ann. sc. nat. Bot.*, 1887.

d'un anneau de sclérenchyme très développé et possèdent des vaisseaux du bois en grand nombre. En regard des faisceaux et en dehors de l'anneau péricyclique sclérifié, les cellules du parenchyme sont lignifiées, accroissant ainsi le tissu de soutien.

L'écaille souterraine présente donc ici de grandes analogies avec la base de la gaine. Les cellules épidermiques de l'un et l'autre organes ont la même forme: la structure du parenchyme, la disposition des faisceaux libéroligneux sont identiques. La gaine et l'écaille diffèrent par une cutinisation moindre des cellules de l'épiderme, une réduction des faisceaux libéroligneux et un développement moins avancé de l'anneau de sclérenchyme périvasculaire dans l'écaille.

On voit que l'exemple du *Smilax* confirme encore nettement les conclusions que nous avons tirées de l'étude du *Canna*.

Arum italicum

L'épiderme supérieur de l'écaille d'*Arum* a ses cellules arrondies, tandis que l'épiderme inférieur les a tabulaires; dans les deux cas, elles possèdent des parois peu cutinisées. Immédiatement en-dessous des épidermes et s'étendant sans discontinuité d'une face à l'autre, commence le parenchyme composé de cellules rondes, séparées les unes des autres par des méats. Les faisceaux libéroligneux sont situés au centre même du parenchyme et assez espacés les uns des autres. Leurs éléments ligneux sont peu développés: les plus gros des faisceaux renferment 4 à 5 vaisseaux du bois de forme polygonale; les plus petits n'ont pas encore leur bois différencié.

La gaine possède un épiderme à parois minces. Le parenchyme est composé de cellules rondes et séparées par des méats plus développés que dans l'écaille. L'appareil vasculaire est plus important. Il comprend une première assise de faisceaux située à peu de distance au-dessous de l'épiderme supérieur; chacun de ces faisceaux renferme un gros vaisseau du bois, de forme arrondie et trois ou quatre plus petits situés en dessous du précédent; le liber est composé d'éléments nombreux et très serrés. La deuxième assise comprend un nombre égal de faisceaux situés plus bas et alternant avec

les précédents. A la face inférieure des faisceaux de cette dernière assise et presque en contact avec eux, sont des îlots de collenchyme.

Le pétiole a, sur la coupe, une face supérieure plane et une face inférieure ayant la forme d'une demi-circonférence. Toute la surface est hérissée de saillies séparées les unes des autres par un nombre égal de dépressions. La structure devient ici extrêmement lacuneuse et les faisceaux libéroligneux beaucoup plus nombreux encore. Le collenchyme existe sous formes d'îlots, immédiatement en contact avec l'épiderme, au niveau de chaque saillie.

Le limbe présente un épiderme supérieur à cellules arrondies et un épiderme inférieur à cellules tabulaires. Le tissu palissadique comprend deux rangées de cellules et le tissu lacuneux est développé. En face des faisceaux principaux, existe du collenchyme sur deux ou trois assises.

L'écaille souterraine d'*Arum italicum* se rapproche donc de la gaine de la feuille aérienne : elle diffère du limbe par la non-différenciation de son parenchyme en un tissu palissadique et un tissu lacuneux : elle diffère du pétiole par sa structure plus compacte. Elle ne diffère de la gaine que par le développement moindre du collenchyme et la réduction de l'appareil vasculaire.

Iris Pseudacorus

Si l'on examine une coupe transversale de feuille d'*Iris*, on constate après un épiderme épais, cutinisé et présentant des stomates aux deux faces, qu'il n'y a pas de différenciation en un tissu palissadique et un tissu lacuneux. Tout le parenchyme foliaire est exclusivement constitué par des cellules de forme rectangulaire, généralement allongées dans le sens transversal et séparées par peu de méats ; cependant, la face inférieure est sensiblement plus lacuneuse que la face supérieure. Aux deux extrémités de la feuille, les premières assises situées en dedans de l'épiderme sont formées par du collenchyme. Les faisceaux libéroligneux présentent ce fait particulier, c'est que les uns sont normalement orientés avec leur liber en bas et leur bois en haut ; les autres, en

alternance régulière avec les précédents, sont orientés en sens inverse.

La gaine de l'Iris a, sur une coupe, la forme d'un croissant. L'épiderme supérieur ou interne est formé de cellules à parois épaissies et allongées dans le sens transversal. Les cellules de l'épiderme inférieur sont plutôt allongées perpendiculairement à la surface et sont également cutinisées. Tout l'espace situé entre les deux épidermes est occupé par un parenchyme uniforme, sans palissade et sans lacunes, constitué par des cellules de forme arrondie et séparées les unes des autres par des méats. Au sommet du croissant, se trouve du collenchyme en abondance. Les faisceaux libéroligneux sont normalement orientés ; les plus gros d'entre eux ont un paquet de sclérenchyme en dehors du liber.

Or, en étudiant la structure de l'écaille souterraine, on voit qu'elle est en tous points identique, non à celle du limbe, mais à celle de la gaine. L'épiderme supérieur a peut-être des cellules à parois externes moins épaisses : les méats y sont moins nombreux : l'arc de sclérenchyme situé en dehors du liber des faisceaux a disparu, des matières de réserve existent près de l'épiderme inférieur. Mais la disposition générale reste la même et il est manifeste ici encore que l'écaille et la gaine sont des organes homologues.

Tradescantia virginica

Les cellules épidermiques de l'écaille sont de forme plus ou moins arrondie et possèdent à la face inférieure une paroi externe beaucoup plus épaisse qu'à la face supérieure ; les stomates font défaut. Le parenchyme est composé de cellules rondes séparées les unes des autres par des méats ; les faisceaux libéroligneux sont situés en plein milieu du parenchyme et sont espacés les uns des autres. Beaucoup d'entre eux n'ont pas leurs éléments différenciés. Les plus développés comprennent deux à trois gros vaisseaux du bois, de forme arrondie (fig. 3, A).

En face d'eux, l'assise de cellules en contact avec l'épiderme inférieur acquiert du collenchyme.

La structure de l'écaïlle est donc des plus simples et se caractérise par :

- 1° Un épiderme plus cutinisé à la face inférieure.
- 2° Une structure homogène.
- 3° Un appareil vasculaire peu développé.

Les cellules épidermiques du limbe sont arrondies et sont plus grandes à la face supérieure qu'à la face inférieure. Le mésophylle est constitué par une première assise en contact avec l'épiderme supérieur et composée de cellules volumineuses, rondes, auxquelles fait suite un tissu lacuneux dont les cellules plus petites sont séparées par des méats. Les

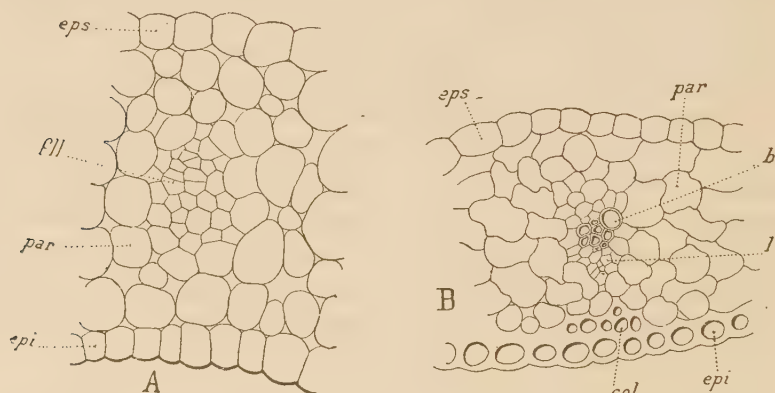


Fig. 3. — *Tradescantia virginica*. A, Coupe de l'écaïlle souterraine; B, Coupe de la gaine de la feuille aérienne; *eps*, épiderme supérieur; *fl*, faisceau libéroligneux; *b*, bois; *l*, liber; *par*, parenchyme homogène; *col*, collenchyme; *epi*, épiderme inférieur.

faisceaux libéroligneux possèdent des vaisseaux du bois de dimensions moindres que dans l'écaïlle, mais dont le nombre est plus élevé. Les cellules situées entre le liber des faisceaux et l'épiderme inférieur sont collenchymateuses.

Il n'y a donc pas, à proprement parler, dans le limbe, de différenciation en un tissu palissadique et un tissu lacuneux. Cependant, il faut remarquer que l'assise de grosses cellules situées en dedans de l'épiderme supérieur manque dans l'écaïlle et aussi dans la gaine qui, par suite, ont toutes deux une structure plus homogène (fig. 3, B).

Donc, en présence de la grande analogie qui existe comme structure entre les trois organes, on peut attribuer à la disparition des grosses cellules sous-épidermiques dans l'écaille et dans la gaine, une assez grande importance et l'on est en droit de conclure que la structure de l'écaille de *Tradescantia* se rapproche plus de la structure de la gaine que de celle du limbe.

Glyceria aquatica

L'écaille souterraine (Pl. I, fig. 4) présente un épiderme supérieur composé de cellules tabulaires et un épiderme inférieur formé de cellules plus petites et allongées perpendiculairement à la surface. Les cellules de l'épiderme supérieur ont des parois minces, alors que la paroi externe de celle de l'épiderme inférieur présente une cuticule développée. Le parenchyme est formé de cellules assez volumineuses, de forme polygonale, unies entre elles intimement avec peu de méats. De grandes lacunes apparaissent, allongées dans le sens transversal, séparées les unes des autres par des colonnes de parenchyme : dans ces lacunes, se trouvent des diaphragmes de cellules étoilées, tout à fait semblables à celles que nous avons déjà décrites dans le *Canna indica*.

Dans chacune de ces colonnes formées environ de trois couches de cellules, existe un faisceau libéroligneux à éléments peu développés, à vaisseaux du bois non encore lignifiés. Enfin, immédiatement en contact avec l'épiderme inférieur, on constate la présence de deux séries d'îlots de sclérenchyme situés sur le même plan ; les uns, en face le centre de la lacune, les autres, plus développés, en face des colonnes de parenchyme.

Sur une coupe transversale, le limbe de la feuille offre la forme d'un croissant à sommet acuminé, ou d'un V (fig. 4. A). La face interne présente une série de petites éminences triangulaires en dents de scie, séparées les unes des autres par un nombre égal de sillons. L'épiderme supérieur est composé de cellules qui émettent vers l'extérieur un prolongement à extrémité terminée en massue. La paroi externe de ces cellules est moins épaisse qu'à l'épiderme inférieur.

Le parenchyme est formé de cellules polygonales, sans méats. Il n'y a pas de tissu palissadique, à proprement parler, bien que le grand axe des cellules situées en dedans des épidermes soit plutôt perpendiculaire à la surface. Des lacunes diaphragmées et de forme triangulaire, à sommet supérieur sur la coupe, sont séparées par des colonnes de parenchyme au milieu desquelles on aperçoit un gros faisceau libéro-ligneux. Ce faisceau très développé présente trois ou quatre

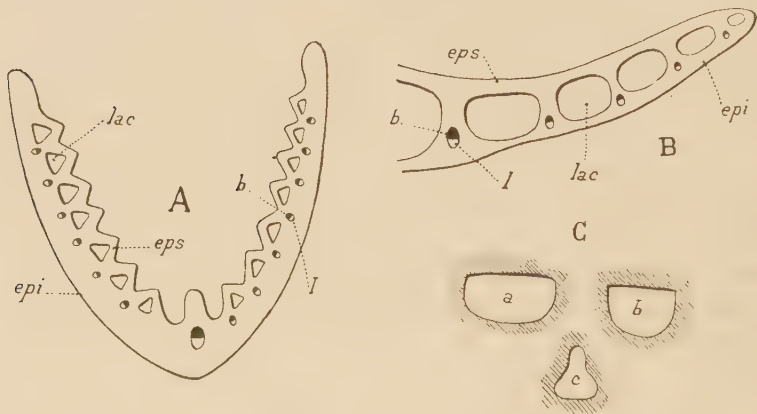


Fig. 4. — (schémat). *Glyceria aquatica*. A Coupe du limbe aérien ; B, Coupe de l'écaille souterraine : *eps*, épiderme supérieur ; *lac*, lacune ; *l*, liber ; *epi*, épiderme inférieur ; C, Forme des lacunes ; *a*, dans l'écaille ; *b*, dans la gaine ; *c*, dans le limbe.

gros vaisseaux du bois, séparés par un paquet de sclérenchyme. A chacune des saillies, chaque faisceau est entouré d'un anneau complet de grosses cellules qui reliait ce faisceau au sclérenchyme des deux épidermes (Pl. I, fig. 3).

La gaine présente identiquement les mêmes dispositions que l'écaille. L'épiderme supérieur est, dans l'un et l'autre organe, composé de cellules à parois moins épaisses que celles de l'épiderme inférieur. Le prolongement des cellules épidermiques supérieures fait défaut. La forme des lacunes se rapproche davantage : triangulaire, comme on l'a vu, dans le limbe, elle est rectangulaire dans l'écaille (fig. 4, C). Dans la gaine, leur paroi supérieure est plane : leurs parois latérales et

inférieure ont la forme d'une demi-circonférence. Dans la gaine, les grosses cellules entourant les faisceaux existent comme dans le limbe ; le sclérenchyme est plus développé dans la gaine que dans l'écaille, mais il y affecte la même disposition (Pl. I, fig. 2).

En somme, on peut dire que la gaine de *Glyceria* établit nettement le passage entre le limbe et l'écaille souterraine.

Bambusa Moetake

L'écaille souterraine de Bambou présente un épiderme supérieur composé de cellules petites et tabulaires, auxquelles fait suite un parenchyme formé de cellules polygonales, intimement unies entre elles, sans méats. Les dimensions de ces cellules augmentent au fur et à mesure qu'on se rapproche de la face inférieure. Les trois ou quatre dernières assises sont constituées par un sclérenchyme extrêmement développé. A la face interne du sclérenchyme, sont disposés, à des intervalles assez grands, les faisceaux libéroligneux, en alternance régulière, un gros entre deux petits. Chaque faisceau est entouré d'un péricycle très épaissi, mais non lignifié. Dans chacun d'eux, les vaisseaux du bois sont peu différenciés. Vis-à-vis de chaque faisceau, se trouve en contact avec l'épiderme supérieur, un petit îlot dont les cellules ont leurs parois épaissies.

L'écaille souterraine a donc, comme caractères principaux :

- 1° Une structure caractérisée par des cellules polygonales.
- 2° Une couche très épaisse de sclérenchyme en contact avec l'épiderme inférieur.
- 3° Des faisceaux libéroligneux peu développés, en alternance régulière, au-dessus de la couche de sclérenchyme précédente.

Le limbe a un épiderme supérieur composé de grandes cellules fortement cutinisées en contact avec un tissu palissadique bien caractérisé. Sous ce tissu palissadique, se trouvent de grandes lacunes de forme allongée parallèlement

à la surface de la feuille. Ces lacunes sont séparées de l'épiderme inférieur par une à deux assises de cellules polygonales, sans méats.

Les faisceaux libéroligneux sont de deux sortes : les uns sont très gros, à section circulaire et sont séparés les uns des autres par un certain nombre de faisceaux plus petits et de section elliptique, le grand axe de l'ellipse étant perpendiculaire au limbe. Mais, quelle que soit leur forme, tous ces faisceaux ont la même constitution. Chacun d'eux est entouré d'un anneau de grosses cellules endodermiques (?) Sous cet anneau, existe un deuxième anneau de sclérenchyme, naturellement plus épais dans les gros faisceaux, et enfin, le bois et le liber. De plus, les quelques cellules qui séparent chaque faisceau de l'épiderme supérieur ont leurs parois très épaissies.

Or, si on examine la coupe du limbe faite plus bas, tout à fait à la base, on constate que l'aspect a changé et se rapproche davantage, comme on va le voir tout à l'heure, de celui de la gaine.

La face supérieure présente une série de saillies alternant avec un nombre égal de dépressions. Dans chaque saillie, se trouve un paquet très important de sclérenchyme, sauf dans la saillie médiane, qui est d'ailleurs plus développée que les autres et qui en renferme trois.

Le parenchyme comprend deux zones :

La première, plus développée, s'étend de l'épiderme supérieur jusqu'aux faisceaux ; elle est composée de cellules polygonales, sans méats, et allongées perpendiculairement à la surface. Les faisceaux libéroligneux ont la même disposition et la même orientation que dans la gaine. Ils présentent la même alternance régulière et chacun d'eux est entouré d'un anneau de sclérenchyme. Notons que le cercle de grosses cellules qui entourait chaque faisceau à la partie supérieure du limbe, a disparu ici. A chacun des faisceaux, correspond un des paquets de sclérenchyme situés contre l'épiderme supérieur.

La deuxième zone s'étend de l'arc formé par les faisceaux jusqu'à l'épiderme inférieur ; elle est composée par des cellules plus petites, polygonales et sans méats.

La gaine présente, au milieu d'un parenchyme uniforme, formé de cellules polygonales unies sans méats, un nombre élevé de faisceaux libéroligneux, disposés selon un arc ouvert en haut. Ces faisceaux sont normalement orientés, le liber en dehors et le bois en dedans et ils offrent une alternance très régulière, un faisceau de grandes dimensions se trouvant toujours entre deux petits. Chacun d'eux est entouré d'un anneau épais de sclérenchyme. En regard de chaque faisceau et en contact avec l'épiderme supérieur, les cellules du parenchyme tendent à se sclérifier.

La ligule possède un épiderme supérieur formé de cellules petites et tabulaires. Le parenchyme est homogène, à cellules polygonales et sans méats. Les deux ou trois assises situées à la face interne de l'épiderme inférieur sont formées de sclérenchyme. En regard des faisceaux libéroligneux, ce sclérenchyme est plus développé, il forme là une sorte de coupe dans laquelle vient reposer la partie libérienne du faisceau. Les faisceaux eux-mêmes ont un développement plus considérable que dans l'écaille ; ils arrivent ici presque en contact avec l'épiderme supérieur et les cellules qui sont situées entre le bois du faisceau et l'épiderme supérieur sont légèrement sclérifiées. Chaque faisceau est normalement orienté, son bois tourné en haut et son liber en bas : les plus gros d'entre eux renferment quatre à cinq vaisseaux du bois de forme arrondie, les plus petits, un à deux. Le liber est réduit. Les grosses cellules enserrant les faisceaux du limbe et les lacunes ont complètement disparu ici et il y a autour des faisceaux, un arc épais de sclérenchyme.

Ce qui vient d'être dit nous amène à considérer l'écaille souterraine du Bambou comme l'homologue de la ligule.

En effet, l'écaille diffère nettement du limbe :

1° Par sa structure homogène, non différenciée en un tissu palissadique et un tissu lacuneux.

2° Par la présence d'un anneau de sclérenchyme et l'absence de grandes cellules endodermiques autour des faisceaux.

3° Par l'absence complète de lacunes.

4° Par son sclérenchyme très développé, au contact de l'épiderme inférieur.

L'écaille se rapproche, au contraire, de la gaine, et en particulier, de la ligule qui est une dépendance de la gaine (1):

1° Par son parenchyme homogène, sans méats.

2° Par la disposition des faisceaux libéroligneux, en alternance régulière.

3° Par le grand développement du sclérenchyme dans les assises en contact avec l'épiderme inférieur.

Les différences que l'on observe entre la ligule et l'écaille sont le développement moindre de l'appareil vasculaire, la réduction du sclérenchyme et les dimensions plus considérables des cellules parenchymateuses dans l'écaille : ces cellules ont d'ailleurs, dans les deux cas, la même forme polygonale.

Heracleum Sphondylium

L'écaille a sur la coupe la forme d'un croissant épais.

A la face supérieure, son épiderme est constitué par des cellules arrondies, tandis qu'à la face inférieure, les cellules sont plus petites et allongées perpendiculairement à la surface. Les parois des cellules épidermiques sont en général peu épaisses : aux deux extrémités de l'écaille et à la face inférieure, elles le deviennent cependant davantage. Le parenchyme est homogène, composé de cellules arrondies, avec peu de méats. Il existe trois massifs de collenchyme, disposés en triangle : deux aux extrémités de l'écaille, un au-dessous du faisceau libéroligneux principal. Les faisceaux sont au nombre de cinq et dans chacun d'entre eux, les éléments lignifiés sont de forme polygonale et en nombre peu élevé (Pl. II, fig. 15).

(1) Colomb : *Recherches sur les stipules*, loc. cit.

« La ligule n'est pas une dépendance du limbe, provenant de son dédoublement tangentiel, mais un simple prolongement de la gaine, puisque ses faisceaux sont tous ou bien des dérivations empruntées aux faisceaux de la gaine, bien avant que le limbe ait commencé à se différencier, ou bien des faisceaux mêmes de la gaine. »

Et, plus loin : « La ligule n'est pas une ramification du limbe dans son plan, mais un simple prolongement de la gaine. »

Le limbe foliaire présente un épiderme à parois peu épaisses : les assises situées en-dessous des épidermes, minces dans le mésophylle, deviennent collenchymateuses en face des gros faisceaux, principalement du côté de la face inférieure. Le parenchyme est différencié en un tissu palissadique et un tissu lacuneux. Les cellules palissadiques sont sur deux assises occupant environ les deux tiers de l'épaisseur de la feuille ; les lacunes sont peu développées (Pl. II, fig. 14).

Le pétiole a sur une section transversale, une forme aplatie latéralement avec deux ailes supérieures. Sa surface présente une série de saillies séparées les unes des autres par un nombre égal de dépressions. L'épiderme très cutinisé présente des stomates. Immédiatement en dessous, se trouvent deux à trois assises de cellules palissadiques, s'étendant sur toute la périphérie du pétiole : ces assises sont seulement interrompues en face des saillies par des îlots de cellules à parois épaissies affectant, sur la coupe, la forme d'un arc. En dedans du tissu palissadique, commence le parenchyme composé de cellules polygonales unies, sans méats, tandis qu'on aperçoit dans la concavité de chaque arc de cellules épaissies, la coupe d'un canal sécrèteur.

Il existe une première assise de faisceaux libéroligneux disposés selon un arc très allongé, ouvert en haut : chacun d'entre eux est situé en face d'un îlot de cellules épaissies et du canal sécrèteur correspondant : très développé, il comprend une vingtaine et plus de vaisseaux du bois, de forme arrondie et de dimensions sensiblement supérieures à celles des vaisseaux de l'écaille ; les éléments libériens y sont très nombreux et très serrés. Chaque faisceau a son bois tourné en dedans et son liber en dehors. En dedans de ce premier arc de faisceaux, il en existe d'autres, de calibre égal à celui des précédents, mais diversement orientés ; les uns ont leur bois tourné en dedans, les autres en haut. Le nombre de tous ces faisceaux est assez élevé : on en peut compter dans l'ensemble de 20 à 25.

La gaine possède un épiderme formé de cellules tabulaires à la face supérieure et de cellules plus arrondies à la face inférieure. Il existe des poils aux deux faces. Toutes les

cellules épidermiques possèdent des parois épaissies. La première assise située en dedans des épidermes présente à peu près les mêmes caractères. Le parenchyme est uniformément constitué par des cellules rondes avec peu de méats. Les faisceaux libéroligneux bien développés sont situés sur une seule rangée et comprennent chacun une vingtaine de vaisseaux du bois de forme arrondie ; le liber est composé d'éléments nombreux et petits. A la face inférieure du liber, on trouve un canal sécréteur : il en existe également un second à la face supérieure du bois, mais moins développé que le précédent.

En somme, bien qu'ici la structure de l'écaille ne soit pas aussi nettement que dans les cas précédents, identique à la structure de la gaine, il n'en est pas moins vrai que l'absence de tissu palissadique, la structure moins lacuneuse rapprochent cependant l'écaille de la gaine.

(B) ÉCAILLES CORRESPONDANT A DES PÉTIOLES ENGAINANTS

Rheum hybridum

Dans l'écaille souterraine, les cellules de l'épiderme supérieur sont arrondies et celles de l'épiderme inférieur, tabulaires : les unes et les autres sont dépourvues de cuticule. Immédiatement en dedans de l'épiderme inférieur, se trouve une assise de cellules petites et assez régulières. Le parenchyme est constitué d'une face à l'autre par des cellules rondes séparées par des lacunes ; ces lacunes sont d'abord très petites vers la face inférieure et vont en augmentant ainsi que la dimension des cellules, jusque vers la face supérieure. Les faisceaux libéroligneux très espacés les uns des autres, sont situés sur une seule rangée et possèdent un nombre peu élevé de vaisseaux du bois mal lignifiés.

Le limbe possède un épiderme composé de cellules arrondies, à parois plus cutinisées à la face supérieure qu'à

la face inférieure. Au niveau des principales nervures, les deux ou trois premières assises situées en dedans de l'épiderme inférieur ont des parois plus épaisses. Des stomates existent aux deux faces. A la face supérieure, apparaissent des poils de forme conique dont la base repose sur une seule cellule épidermique et dont la paroi présente des stries.

Le mésophylle est différencié en un tissu palissadique comprenant deux à trois assises de cellules et un tissu lacuneux à lacunes développées.

Le système vasculaire de la feuille comprend un nombre élevé de faisceaux : les plus petits sont situés à l'union des tissus palissadiques et lacuneux ; les plus gros correspondant aux nervures principales, renferment une proportion notable d'éléments ligneux. Le faisceau de la nervure médiane est formé de deux faisceaux accolés par leur bois.

Une coupe faite dans la partie supérieure du pétiole montre un épiderme composé de cellules petites arrondies et à paroi externe fortement cutinisée. Les six ou sept premières assises de cellules situées en dedans sont collenchymateuses. Le parenchyme est formé de cellules arrondies, volumineuses, séparées par des méats. Beaucoup d'entre elles renferment des cristaux d'oxalate de chaux. Les faisceaux libéroligneux bien développés sont situés sur deux cercles concentriques.

Si l'on examine la section du pétiole faite à la partie inférieure, l'aspect change. Les cellules épidermiques sont arrondies, mais moins cutinisées : le collenchyme n'est plus apparent. Le parenchyme est formé de cellules de forme plus ou moins arrondie, avec moins de méats. Les faisceaux libéroligneux plus nombreux et plus développés que dans l'écaille, sont disposés, comme dans cette dernière, sur une seule rangée.

Par son parenchyme homogène sans différenciation en un tissu palissadique et un tissu lacuneux, par la disposition de ses faisceaux libéroligneux, l'écaille souterraine de *Rheum* se rapproche donc nettement de la partie inférieure ou engainante du pétiole.

Dicentra formosa

L'écaille souterraine a, sur la coupe transversale, la forme d'un croissant. Le parenchyme est uniformément constitué par des cellules polygonales ou à parois flexueuses, sans méats. Certaines d'entre elles sont gorgées d'amidon. Les faisceaux libéroligneux sont disposés selon un arc. A la partie médiane du croissant, sont trois faisceaux principaux dont le médian, le plus développé, est situé plus bas que les deux faisceaux voisins. A droite et à gauche de ces trois faisceaux, sont espacés dans le parenchyme trois autres faisceaux. Tous ces faisceaux sont peu développés et le nombre des vaisseaux du bois qu'ils renferment est restreint ; le faisceau médian en renferme 7 ou 8 au plus.

Le limbe a des cellules épidermiques qui, aux deux faces, sont arrondies ou peu allongées. Les stomates existent à la face inférieure seulement. Le mésophylle est nettement bifacial ; le tissu palissadique comprend une seule assise de cellules courtes, obtuses, ovoïdes ou mêmes globuleuses. L'épaisseur du parenchyme lacuneux est sensiblement plus grande que celle du parenchyme palissadique : elle peut même en être plus du double.

Une section pratiquée à la partie supérieure du pétiole montre une face supérieure plane et une face inférieure affectant la forme d'un demi-cercle. Aux deux angles supérieurs de la section, existe un faisceau libéroligneux, et dans le parenchyme, trois autres faisceaux plus développés, disposés selon un arc. Le faisceau médian est le plus gros et l'importance des autres diminue avec leur éloignement de ce dernier. Le liber des faisceaux est ramassé, arrondi ; en dehors du liber des gros faisceaux, se trouve un paquet de sclérenchyme. L'épiderme du pétiole est formé de cellules petites, arrondies et à parois épaissies ; sous cet épiderme, on voit deux ou trois assises de petites cellules restées cellulosiques, mais sous lesquelles se trouvent d'autres cellules à parois épaissies et lignifiées. En dedans de ces assises, les tissus sont sclérifiés et cette sclérification s'éteint insensiblement

vers l'intérieur. En dedans, le parenchyme est composé de cellules la plupart hexagonales et intimement accolées sans méats.

A la base même du pétiole, la section a la forme d'un croissant épais. Les cellules épidermiques sont moins épaisses que dans la coupe précédente. Celles du parenchyme ont la même forme que celle de l'écaille, et comme elles, elles renferment des matières de réserve en abondance. Les faisceaux libéroligneux, bien que possédant des vaisseaux du bois en plus grand nombre, affectent cependant la même disposition que dans l'écaille. En examinant la coupe faite à la base du pétiole, on croirait avoir devant soi la coupe de l'écaille souterraine, dans laquelle l'appareil vasculaire serait seulement plus développé.

Bocconia cordata

L'écaille souterraine de *Bocconia* présente un épiderme supérieur composé de cellules petites, allongées dans le sens transversal et à parois peu épaisses. Les assises situées en dedans sont formées de cellules de dimensions de plus en plus grandes, en allant de la périphérie au centre, où elles sont constituées par des cellules à parois sinueuses, unies entre elles sans le moindre méat. Au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'épiderme inférieur, les cellules prennent de plus en plus une forme perpendiculaire à la surface : les cellules de l'épiderme inférieur ont leurs parois plus épaisses que celles de l'épiderme supérieur et sont également perpendiculaires à la surface.

Les faisceaux libéroligneux normalement orientés sont disposés sur un arc ouvert en haut. Leur nombre est de sept, dont un, le plus développé, situé dans le plan médian de symétrie et trois autres situés de chaque côté du précédent. Leurs dimensions vont en diminuant du faisceau médian aux faisceaux extrêmes. Leur lignification est très faible.

A la face supérieure du limbe, les cellules épidermiques sont toutes rectangulaires, à grand diamètre perpendiculaire à la surface : les stomates et les poils manquent à la face supé-

rieure. L'épiderme de la face inférieure est constitué par des cellules tabulaires, sauf en face des nervures, où elles ont la même forme qu'à l'épiderme supérieur. Les stomates y sont en très grand nombre : les poils sont abondants et grêles. Le mésophylle est divisé en deux couches épaisses : la couche lacuneuse compte de 5 à 6 assises, la couche en palissade 3 ou 4. Il faut noter la présence de macles calcaires soit dans le parenchyme en palissade, soit dans le parenchyme lacuneux. La lignification des vaisseaux, sans être très accentuée, l'est cependant sensiblement plus que dans l'écaille.

Une coupe transversale du pétiole faite à la région moyenne est demi-circulaire : la face interne est légèrement bombée ou même plane. Le pétiole possède, au-dessous de l'épiderme, deux ou trois assises de cellules petites, à parois généralement flexueuses, nettement et régulièrement collenchymateuses. Il semble même que la plus interne de ces assises ait subi un commencement d'écrasement. A ces assises succèdent sans transition, des cellules parenchymateuses plus grosses, également flexueuses et ne présentant entre elles que de très petits méats. Les faisceaux libéroligneux sont disposés selon un arc unique qui vient se terminer aux deux extrémités de la face plane. Ils sont arrondis et renferment des vaisseaux du bois de forme également ronde et bien lignifiés.

A la base, le pétiole s'aplatit. La section a la forme d'un croissant étroit. Les cellules épidermiques sont allongées perpendiculairement à la surface ; les assises situées en dedans de l'épiderme sont formées de cellules dont les dimensions vont en augmentant de la périphérie au centre ; à ce niveau, le parenchyme est constitué par des cellules polygonales, arrondies aux angles, avec quelques méats. Les faisceaux libéroligneux disposés selon un arc sont en nombre plus élevé que dans l'écaille (une dizaine environ) et sont très lignifiés.

Il résulte des considérations précédentes que l'écaille souterraine de *Bocconia* correspond au pétiole. Or, les sections pratiquées à diverses hauteurs du pétiole proprement dit ne nous ont pas révélé entre elles de grandes différences de

structure. Mais la structure de la base du pétiole qui est engainant ici et celle de l'écaille souterraine sont identiques. Si, comme dans toutes les écailles, le collenchyme a disparu, l'appareil vasculaire a subi une réduction, la forme générale des deux organes reste cependant la même; la disposition des faisceaux et la structure du parenchyme sont identiques. Aussi nous ferons de l'écaille souterraine de *Bocconia* l'homologue de la base du pétiole, c'est-à-dire, de la partie engainante.

Helianthus tuberosus

Les cellules épidermiques de l'écaille sont de faibles dimensions, arrondies et dépourvues de cuticule à la face supérieure, tandis qu'à la face inférieure elles sont plus grandes, allongées perpendiculairement à la surface, et possèdent une cuticule développée. Les stomates et les poils font défaut. Le parenchyme est uniformément composé de cellules rondes séparées par des méats. Les faisceaux libéroligneux sont très espacés les uns des autres et renferment un nombre peu élevé de vaisseaux du bois (une dizaine environ pour les faisceaux les plus volumineux); ces vaisseaux sont très peu lignifiés. A quelque distance de chaque faisceau, et situé plus bas qu'eux, se trouve, à droite et à gauche, un canal sécréteur très développé.

Le limbe comprend un épiderme supérieur formé de cellules dont les parois externes sont cutinisées; les cellules de l'épiderme inférieur sont en général moins épaisses. Des stomates et des poils existent aux deux faces. Le tissu palissadique comprend deux assises de cellules, et le tissu lacuneux est composé de cellules extrêmement sinueuses séparées par des méats. Les faisceaux libéroligneux sont en grand nombre: les plus petits sont situés à l'union des tissus palissadique et lacuneux: les plus gros possèdent un nombre assez élevé de vaisseaux du bois très lignifiés. Il existe ici également quelques canaux sécréteurs dans le voisinage des faisceaux, mais beaucoup moins développés que dans l'écaille. Le collenchyme est très abondant au niveau des nervures principales.

Une coupe transversale faite dans la partie supérieure du

pétiole présente une face supérieure concave en haut, et une inférieure circulaire. A l'union de ces deux parties, existent deux petits prolongements en forme d'ailes, perpendiculaires à la face supérieure. L'épiderme est composé de cellules de forme arrondie. Sur tout le pourtour de la coupe, les quatre ou cinq assises situées en dedans de l'épiderme sont fortement collenchymateuses. Le parenchyme homogène est composé de cellules polygonales arrondies aux angles, avec peu de méats. Les faisceaux libéroligneux sont nombreux et disposés en arc : à droite et à gauche des plus gros faisceaux et en dedans du bois des petits, se trouve un canal sécréteur, mais beaucoup moins différencié que dans l'écaille ; il y a aussi des canaux sécréteurs jusque dans le liber.

La structure des deux petites ailes perpendiculaires à la face supérieure mérite d'attirer l'attention : du côté interne ou supérieur, le collenchyme, extrêmement développé, comprend trois assises de cellules, tandis que du côté externe, ce tissu fait défaut. En dedans de l'épiderme externe ou inférieur, se trouvent trois couches de tissu palissadique : ce tissu s'arrête brusquement à l'union des ailes et du reste du pétiole. De loin en loin, sont situés des faisceaux libéroligneux mal différenciés.

Ainsi donc, nous trouvons comme caractères principaux, dans la partie supérieure d'un pétiole d'*Helianthus* :

- 1° Un nombre élevé de faisceaux libéroligneux ;
- 2° Un collenchyme très développé ;
- 3° Des canaux sécréteurs incomplètement différenciés ;
- 4° Du tissu palissadique dans les petites ailes supérieures.

La base du pétiole a sur la coupe une forme se rapprochant davantage de celle de l'écaille. La partie supérieure du pétiole avait une forme à peu près circulaire : la partie inférieure et l'écaille sont aplaties. L'épiderme et les assises collenchymateuses sous-jacentes présentent les mêmes caractères et le même développement que plus haut. La structure générale reste sensiblement la même, mais les deux petites ailes et leur tissu palissadique ont disparu complètement. Les faisceaux libéroligneux, plus nombreux et plus développés que dans

l'écaille, ont la même disposition. Les canaux sécréteurs existent, mais réduits. Les différences entre l'écaille et la partie inférieure du pétiole ne consistent que dans la diminution du collenchyme et la moindre importance de l'appareil vasculaire.

(C) ÉCAILLES CORRESPONDANT A DES PÉTIOLÉS

Corydalis lutea

L'écaille de *Corydalis a*, sur une coupe transversale, une forme triangulaire à base supérieure. L'épiderme offre des caractères identiques sur les trois faces du triangle. Il est composé de cellules à parois uniformément minces, dépourvues de cuticule et ne présentant ni stomates ni poils. Un parenchyme parfaitement homogène s'étend sans discontinuité d'une face à l'autre; les cellules en sont flexueuses et sans méats. Il existe trois faisceaux libéroligneux, l'un, plus développé, situé dans le plan médian de symétrie et deux autres plus réduits, situés l'un à droite, l'autre à gauche du précédent. Dans chacun d'eux, les vaisseaux du bois n'ont pas encore leurs éléments lignifiés.

Or, si l'on examine le pétiole de *Corydalis*, on constate sensiblement les mêmes dispositions. La structure est, comme dans l'écaille, homogène, composée de cellules flexueuses, sans méats. Les faisceaux sont également au nombre de trois, un médian plus développé et deux latéraux. Les deux seules différences sont, d'une part, le développement du collenchyme disposé en une couche continue au-dessous de l'épiderme, et, d'autre part, l'importance plus considérable de l'appareil vasculaire.

Le limbe présente la division ordinaire en un tissu palissadique et un tissu lacuneux. La structure hétérogène, le développement beaucoup plus considérable du système vasculaire dans le limbe ne sont en rien comparables à la structure homogène, à la réduction de l'appareil ligneux de l'écaille. La véritable partie aérienne homologue à la partie souterraine est donc dans le cas présent, le pétiole.

Lysimachia Nummularia

L'écaille souterraine présente, à la coupe, la forme d'un croissant à sommet aigu. Les cellules épidermiques sont en général allongées perpendiculairement à la surface et à parois minces. Le parenchyme est uniforme, constitué par des cellules plus ou moins arrondies, avec des méats. Il n'y a qu'un seul faisceau libéroligneux dans lequel les vaisseaux du bois sont en nombre peu élevé. Il existe des poches sécrétrices dans le parenchyme voisin de l'épiderme supérieur. Les principaux caractères de l'écaille sont donc ici :

1° Un épiderme peu cutinisé.

2° Une structure homogène.

3° Un seul faisceau libéroligneux médian, à éléments ligneux peu développés.

Dans le limbe, l'épiderme de la face supérieure possède des cellules tabulaires ; à la face inférieure, les cellules sont arrondies et leurs parois sont plus épaisses que dans l'écaille. Le mésophylle comprend du tissu en palissade développé sur une seule couche et un tissu lacuneux à lacunes peu développées. Il existe des canaux sécréteurs au-dessous du tissu en palissade. Le nombre des faisceaux libéroligneux est sensiblement plus élevé et chacun d'eux possède plus de vaisseaux du bois que dans l'écaille ; ces vaisseaux sont disposés sur quatre ou cinq rangs, en série radiale. A la face inférieure des faisceaux les plus gros, il existe deux ou trois assises de cellules à parois épaissies.

Le pétiole a, sur la section transversale, une forme en croissant comme l'écaille, mais il est moins allongé transversalement. L'épiderme a des parois épaissies. La première assise située en dedans est collenchymateuse ; aux deux extrémités du croissant, il existe également du collenchyme. Le parenchyme est constitué par des cellules plus ou moins polygonales avec méats. Il existe un seul faisceau libéroligneux au centre même du croissant, à vaisseaux du bois plus nombreux et plus développés que dans l'écaille.

L'écaille de *Lysimachia Nummularia* diffère donc du limbe par son parenchyme non différencié; elle se rapproche nettement du pétiole par sa structure homogène, par le nombre et la disposition de ses faisceaux libéroligneux.

Stachys silvatica

Sur la coupe transversale, l'écaille de *Stachys* a, comme celle de *Lysimachia Nummularia*, la forme d'un croissant. L'épiderme est constitué par des cellules rondes et à parois généralement minces, sauf aux deux angles supérieurs où elles sont plus épaissies; à ce même endroit, se trouve en dedans de l'épiderme, un massif de collenchyme. Les stomates et les poils font défaut.

Le parenchyme est uniformément constitué par des cellules de forme polygonale, séparés par des méats peu importants. Il existe trois faisceaux libéroligneux, l'un, le plus développé, est situé dans le plan médian de symétrie, et renferme environ une quinzaine de vaisseaux du bois, de forme polygonale et de petites dimensions: les deux autres, situés à une certaine distance, à droite et à gauche du précédent, sont très peu différenciés.

On a donc ici, comme caractères principaux de l'écaille:

- 1° Une structure homogène, polygonale.
- 2° Des faisceaux libéroligneux, au nombre de trois, dont un seul, le médian, a ses vaisseaux du bois différenciés.

Le limbe a un épiderme dont les cellules sont généralement plus épaisses que dans l'écaille. Il existe des poils aux deux faces et des stomates à la face inférieure seulement. Le collenchyme est très développé, principalement au niveau des saillies formées par les grosses nervures. La différenciation du mésophylle en un tissu palissadique et un tissu lacuneux est peu accentuée: il est ici constitué par des cellules rondes ou sinueuses, avec méats. Les faisceaux libéroligneux sont nombreux et développés.

Les cellules épidermiques du pétiole sont arrondies et ont des parois fortement épaissies. Le collenchyme très important s'étend sur les trois ou quatre premières assises en dedans de

l'épiderme. Au niveau des deux angles supérieurs, il forme un massif très développé. Des poils existent aux deux faces.

Le parenchyme est formé de cellules polygonales avec peu de méats.

Il existe trois faisceaux libéroligneux disposés comme dans l'écaille, un médian, le plus développé, les deux autres situés à droite et à gauche du précédent. Leur développement est plus avancé, le nombre des vaisseaux ligneux dans le faisceau médian est plus élevé et les faisceaux latéraux ont leur bois nettement différencié.

L'écaille de *Stachys* se rapproche donc du pétiole par sa forme générale, sa structure homogène polygonale et la disposition des faisceaux libéroligneux. Elle en diffère par la disparition des poils épidermiques, la diminution du collenchyme, la réduction de son appareil vasculaire.

Hieracium Pilosella

L'écaille souterraine a de grandes analogies avec celle du *Stachys silvatica* ; sa coupe a, en effet, une forme triangulaire allongée transversalement. Les cellules épidermiques sont arrondies, mais leurs parois sont plus épaisses à la face inférieure. Le parenchyme est composé de cellules polygonales sans méats. Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de cinq, disposés selon un arc ouvert en haut ; le faisceau médian, le plus développé, renferme environ une douzaine de petits vaisseaux du bois, de forme polygonale. L'assise de cellules située immédiatement en dedans de l'épiderme inférieur est collenchymateuse : il existe également un paquet de collenchyme aux deux angles supérieurs, mais peu développé.

Le pétiole a, sur la coupe, une face supérieure plane, se prolongeant latéralement en deux petites ailes auxquelles fait suite la face inférieure, de forme plus ou moins conique : les cellules épidermiques sont arrondies, mais à parois plus épaisses que dans l'écaille ; le collenchyme est également beaucoup plus développé. Les faisceaux libéroligneux sont, comme dans l'écaille, disposés selon un arc. Les trois plus

gros occupent le centre même du pétiole, alors que, de chaque côté, le faisceau extrême est situé dans le prolongement latéral.

Quant au limbe, son parenchyme est différencié en un tissu palissadique et un tissu lacuneux : le premier renferme deux assises de cellules, et le second possède des lacunes sensiblement plus développées que dans l'écaille ou le pétiole.

Nous ferons donc de l'écaille l'homologue du pétiole, par suite de la forme générale de l'organe, de la même structure homogène, de la disposition identique que présentent les faisceaux libéroligneux.

Lamium Galeobdolon

L'écaille souterraine a, sur la coupe transversale, la forme d'un croissant aux extrémités émoussées. Du côté de la face supérieure, les cellules épidermiques sont arrondies et ont des parois relativement minces, tandis qu'à la face inférieure, tout en gardant la même forme, elles possèdent des parois très fortement cutinisées. Cette cutinisation est particulièrement remarquable aux deux extrémités du croissant. Les stomates font également défaut aux deux faces. Le parenchyme est uniquement formé par des cellules flexueuses, sans méats. Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de quatre et disposés selon un arc ouvert en haut : les deux les plus développés sont situés à droite et à gauche, à peu de distance du plan médian de symétrie ; les deux autres, de moindre importance, sont situés en dehors des précédents. Chacun d'eux renferme un nombre peu élevé de vaisseaux du bois, d'ailleurs incomplètement lignifiés.

Le pétiole présente à la coupe la même forme générale que l'écaille. L'épiderme a des cellules arrondies et épaisses ; la couche de cellules situées en dedans de l'épiderme est également collenchymateuse, principalement du côté de l'épiderme inférieur. On trouve aussi du collenchyme disposé en deux îlots aux deux angles supérieurs. Le parenchyme est homogène, composé de cellules polygonales, légèrement flexueuses en certains points, avec très peu de méats. Les faisceaux libéroligneux sont, comme dans l'écaille, disposés selon un arc. Il

existe quatre faisceaux, mais très souvent, on en voit apparaître un cinquième, moins développé et situé dans le plan médian de symétrie. Leur lignification est très nette.

Nous n'insisterons pas sur la structure du limbe qui possède ici un épiderme inférieur peu cutinisé et pourvu de stomates, et un parenchyme différencié en un tissu palissadique et un tissu lacuneux.

L'écaille de *Lamium* correspond donc au pétiole par sa structure homogène et la disposition de ses faisceaux. Elle en diffère :

1° Par son épiderme plus cutinisé à la face inférieure.

2° Par l'absence de collenchyme.

3° Par les dimensions moindres de ses faisceaux libéro-ligneux.

Teucrium Scorodonia

L'écaille de *Teucrium* offre, à la coupe, une face supérieure plane ou légèrement concave en dehors et une face inférieure présentant une forte saillie médiane et deux latérales moins accentuées. L'épiderme est composé de cellules rondes à parois minces à la face supérieure, et plus épaisses à la face inférieure. Les stomates font défaut aux deux faces. La première assise située en dedans de l'épiderme est formée de cellules rectangulaires à grand diamètre perpendiculaire à la surface et intimement accolées entre elles.

Le parenchyme comprend des cellules plus ou moins arrondies, séparées par de petits méats. Il existe trois faisceaux libéroligneux correspondant aux saillies signalées à la face inférieure. Le faisceau médian, le plus développé, renferme une douzaine de vaisseaux du bois, petits et polygonaux ; les faisceaux latéraux en possèdent deux à trois, de même forme et de dimensions réduites.

Le pétiole possède un épiderme dont les cellules rondes ont des parois fortement épaissies. Il existe des poils plus développés et plus nombreux que dans l'écaille. Les deux ou trois assises situées en dedans de l'épiderme sont fortement collenchymateuses, principalement en regard du faisceau médian et aux deux angles supérieurs. Les cellules du parenchyme sont

de forme polygonale et intimement juxtaposées avec quelques rares méats. Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de trois et sont excessivement développés. Le médian affecte la forme d'un arc et comprend un nombre très élevé de vaisseaux du bois polygonaux et un liber composé d'éléments plus nombreux et plus serrés que dans l'écaille ; les faisceaux latéraux sont moins développés, mais possèdent cependant plus de vaisseaux ligneux qu'il n'en existait même dans le faisceau médian de l'écaille.

La section du limbe est sinueuse, chaque saillie correspondant à un faisceau libéroligneux. Les cellules épidermiques sont arrondies et possèdent des parois généralement peu épaissies, sauf en regard des saillies, à la face inférieure. Le mésophylle comprend une couche de tissu palissadique et un tissu lacuneux.

L'écaille de *Teucrium*, par sa structure homogène, le nombre et la disposition de ses faisceaux libéroligneux, se rapproche donc nettement du pétiole.

Helleborus odorus

L'épiderme supérieur d'une écaille souterraine est composé de cellules allongées parallèlement à la surface et à parois non cutinisées. Les cellules qui constituent le parenchyme ont une forme arrondie et possèdent d'assez grandes dimensions ; elles sont séparées les unes des autres par des méats : le parenchyme se continue uniformément d'un épiderme à l'autre. Les faisceaux libéroligneux normalement orientés sont très espacés et leur développement est peu avancé. Beaucoup d'entre eux n'ont pas leurs vaisseaux du bois différenciés : les plus gros renferment au plus trois à quatre vaisseaux ligneux. Au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'épiderme inférieur, on voit les cellules du parenchyme diminuer de dimensions et acquérir des parois plus épaisses : elles sont situées à ce niveau sur trois ou quatre assises et sont séparées par des méats encore moins développés que dans le centre du parenchyme. L'épiderme inférieur est constitué par des cellules plus ou moins

arrondies, de dimensions moindres à celles des cellules de l'épiderme supérieur et à parois plus épaisses (Pl. I, fig. 4).

Le limbe est nettement différencié en une assise palissadique qui occupe à peu près le tiers de l'épaisseur du mésophylle et un tissu lacuneux. A la face supérieure, l'épiderme est formé de cellules tabulaires ; à la face inférieure, il a des cellules arrondies. La cuticule est plus épaisse que dans l'écaille et de plus, il existe des stomates. En regard des faisceaux des grosses nervures, les deux ou trois premières assises sont collenchymateuses, tandis qu'il n'y a guère que la première qui le soit, en dedans de l'épiderme supérieur. Le collenchyme est également développé vers la face inférieure, aux deux extrémités de la feuille.

Les faisceaux libéroligneux sont en plus grand nombre et plus développés que dans l'écaille et dans chacun d'eux les vaisseaux du bois y sont plus nombreux (Pl. I, fig. 5).

Le pétiole a, sur la coupe, la forme d'un cœur de carte à jouer dont chaque moitié est amincie à son extrémité. Il présente un épiderme dont les cellules sont de forme arrondie et ont leurs parois considérablement épaissies. Le parenchyme est constitué par des cellules rondes, laissant entre elles des méats. Les faisceaux sont au nombre de cinq, disposés selon un arc ; le faisceau médian est le plus développé, les dimensions des autres allant en diminuant du précédent aux deux extrémités de l'arc. Dans chaque faisceau, le bois est extrêmement lignifié, ses éléments sont nombreux et, en dehors du liber, se trouve un arc épais de sclérenchyme.

L'écaille souterraine d'*Hellébore* diffère donc surtout du limbe aérien par l'homogénéité de son parenchyme et le faible développement de son bois; elle se rapproche davantage du pétiole par la disposition en arc de ses faisceaux libéroligneux et la structure non différenciée de son parenchyme.

Lysimachia vulgaris

L'écaille souterraine a, sur la coupe, la forme d'un triangle très allongé transversalement, à face supérieure concave en dehors et à face latérales rectilignes. Les cellules de l'épi-

derme supérieur sont arrondies et dépourvues de cuticule ; celles de l'épiderme inférieur sont allongées perpendiculairement à la surface et cutinisées. Il existe quelques rares stomates à la face supérieure. Le parenchyme homogène est constitué d'une face à l'autre par des cellules rondes avec des méats. Un très grand nombre de ces cellules ont une coloration bleue très intense due à la présence de tanin. Aux deux extrémités de l'écaille, on aperçoit la section d'un canal sécréteur très important (fig. 5, B). Il existe un faisceau libé-

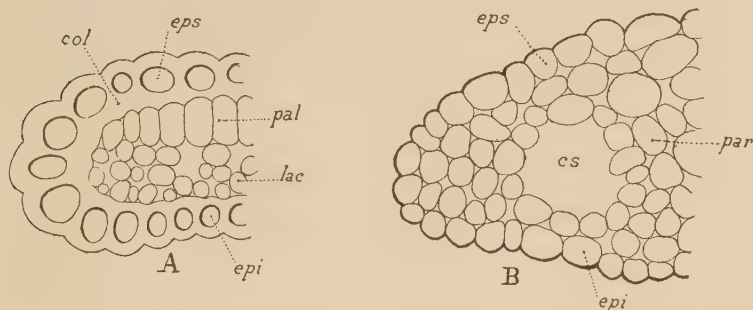


Fig. 5. — *Lysimachia vulgaris*. A, Extrémité de la feuille aérienne ; B, Extrémité de l'écaille souterraine ; *eps*, épiderme supérieur ; *col*, collenchyme ; *pal*, tissu palissadique ; *lac*, tissu lacuneux ; *par*, parenchyme homogène ; *cs*, canal sécréteur ; *epi*, épiderme inférieur.

rolineux médian bien développé et trois autres situés de chaque côté du précédent plus réduits en dimensions.

La structure est donc des plus simples et peut se caractériser :

- 1° Par un épiderme plus cutinisé à la face inférieure.
- 2° Par une structure homogène.
- 3° Par un développement peu avancé de l'appareil vasculaire.

Dans le limbe, les cellules de l'épiderme supérieur sont arrondies et celles de l'épiderme inférieur sont tabulaires. Les stomates sont abondants aux deux faces, mais principalement à la face inférieure : les deux faces sont pourvues de poils. Le collenchyme est très développé en face des nervures principales. A ce niveau, en effet, il existe du côté externe du

liber des faisceaux, trois à quatre rangées de cellules à parois fortement épaissies. Il en existe également à la face supérieure du faisceau, sur une seule assise seulement. Mais c'est principalement à l'extrémité de la feuille que ce tissu prend un développement considérable : il y est disposé en une sorte d'arc enserrant les bords du limbe. Il y a, comme dans l'écaille, un canal sécréteur à chaque extrémité, mais il est beaucoup moins développé que dans ce dernier organe (fig. 5, A). Les cellules à tanin, si nombreuses dans l'écaille, manquent ici presque totalement. Le mésophylle comprend une assise de tissu palissadique et un tissu lacuneux à lacunes peu développées. Les faisceaux libéroligneux sont nombreux, régulièrement espacés et chacun d'eux renferme un nombre élevé de vaisseaux du bois.

Le pétiole a, sur la coupe, une forme plus ou moins triangulaire. L'épiderme est formé de cellules rondes à parois épaissies et présentant des poils abondants. On observe, au milieu d'un parenchyme constitué par des cellules polygonales et ne laissant entre elles que très peu de méats, une série de trois faisceaux libéroligneux disposés selon un arc. Le faisceau médian, en forme d'arc lui-même, renferme une proportion très élevée de vaisseaux ligneux (une centaine et plus). A droite et à gauche et à une certaine distance de ce faisceau central, sont disposés deux autres faisceaux libéroligneux dont les dimensions vont en diminuant du faisceau médian aux extrémités. Le développement du collenchyme est considérable et les cellules du parenchymé qui renferment du tanin sont en très grand nombre.

Nous rapprocherons donc encore l'écaille souterraine de *Lysimachia vulgaris* du pétiole, à cause de l'homogénéité de structure, de la présence du tanin et de la disposition des faisceaux libéroligneux.

Physalis Alkekengi

L'écaille souterraine de *Physalis* présente, sur la section transversale, la forme d'un arc. Elle possède un épiderme constitué par des cellules arrondies dont les parois sont

légèrement épaissies. Le parenchyme homogène est formé de cellules rondes plus volumineuses que celles de l'épiderme et séparées les unes des autres par de rares méats. Il existe un faisceau libéroligneux situé dans le plan médian de symétrie ; ce faisceau unique affecte la forme d'un croissant et renferme environ une trentaine de petits vaisseaux du bois de forme polygonale, placées en séries radiales par groupes de deux ou trois et séparés par des travées de tissu conjonctif. Les fibres libériennes sont également disposées par petits paquets, vis-à-vis les vaisseaux du bois.

En coupe, le pétiole a une face supérieure convexe en dehors et une face inférieure ayant la forme d'une demi-circonférence. Au point de réunion des deux faces, se trouvent situées, à droite et à gauche, deux petites ailes.

L'épiderme est constitué pas des cellules arrondies, petites et à parois épaissies. Les deux ou trois assises situées en dedans de l'épiderme sont formées de collenchyme. Le tissu des deux ailes supérieures est également collenchymateux. Le parenchyme est formé de cellules rondes sans méats. Il y a trois faisceaux libéroligneux : le médian, très développé ; les deux autres, beaucoup plus petits, sont situés dans les ailes supérieures. Le faisceau médian renferme une centaine de vaisseaux du bois ; ces vaisseaux sont situés en séries radiales de quatre ou cinq, superposés sur la coupe. Le liber comprend plusieurs îlots à la base des séries des vaisseaux ligneux.

Le limbe présente un épiderme peu cutinisé et une différenciation du mésophylle en un tissu palissadique comprenant une seule couche de cellules et un tissu lacuneux : chacun de ces tissus occupe environ la moitié de l'épaisseur de la feuille. Les faisceaux libéroligneux sont très nombreux sur la ligne de séparation des tissus palissadique et lacuneux. En regard des nervures principales, le collenchyme est très développé, principalement vers l'épiderme inférieur.

L'écaille souterraine de *Physalis* représente donc le pétiole de la feuille aérienne. La disposition des faisceaux libéroligneux est la même, la structure est également homogène ; elle en diffère par le développement moindre de ses faisceaux et la disparition du collenchyme.

(D) ÉCAILLES CORRESPONDANT A DES LIMBES

Hyacinthus orientalis

L'épiderme de l'écaille est composé de cellules petites, allongées perpendiculairement à la surface et présentant une cuticule développée à l'épiderme inférieur ; les stomates font totalement défaut. La structure du parenchyme est uniforme ; les cellules qui le constituent revêtent une forme plus ou moins polygonale et ne sont séparées les unes des autres que par de rares méats. Des matières de réserve existent en très grande abondance, principalement dans les cellules du parenchyme situées vers l'épiderme inférieur. L'appareil vasculaire est très réduit. Les faisceaux libéroligneux assez éloignés les uns des autres ont pour la plupart les vaisseaux du bois non différenciés. Les faisceaux les plus développés renferment deux ou trois vaisseaux au plus, de forme polygonale (Pl. II, fig. 11).

Dans la feuille, les cellules épidermiques ont des dimensions moins grandes que dans l'écaille et présentent des parois épaissies. Il existe des stomates aux deux faces. En dedans de l'épiderme, se trouve du tissu palissadique disposé sur une seule assise et occupant tout le tour de la feuille. Le tissu lacuneux est extrêmement développé ; les cellules du parenchyme, plus ou moins arrondies, sont séparées les unes des autres par des lacunes énormes. Le nombre des faisceaux libéroligneux est très supérieur à celui de l'écaille et, dans chacun d'eux, les vaisseaux du bois sont très nettement différenciés (Pl. II, fig. 10).

En somme, les différences entre l'écaille et la feuille de *Hyacinthus* sont les suivantes :

- 1° Les stomates font défaut dans l'écaille.
- 2° La structure du parenchyme est homogène.
- 3° L'appareil vasculaire est très réduit.
- 4° Les cellules situées en dedans de l'épiderme inférieur renferment des matériaux de réserve.

Narcissus odorus

La feuille affecte ici, sur une section transversale, la forme d'un croissant à extrémités arrondies. Elle présente à considérer :

1° Un épiderme composé de cellules allongées perpendiculairement à la surface et dont la paroi externe est fortement épaissie, principalement aux deux extrémités de la feuille. Les stomates existent en grande abondance aux deux faces.

2° Un tissu en palissade, constitué par une seule couche de cellules qui forme un revêtement continu sur les deux faces de la feuille.

3° Un parenchyme formé de cellules uniformément rondes et séparées les unes des autres par des lacunes excessivement développées.

4° Un système de faisceaux libéroligneux qui est divisé en trois groupes répartis selon trois arcs ouverts en haut :

a) *Groupe médian*. — Il renferme cinq à six faisceaux bien développés, avec un gros faisceau situé dans le plan médian de symétrie et deux ou trois autres placés à droite et à gauche du faisceau médian. Tous ces faisceaux sont normalement orientés, avec leur bois tourné en haut et leur liber en bas.

b) *Groupe inférieur*. — Il contient environ une trentaine de faisceaux beaucoup moins développés que ceux du premier groupe et, comme ces derniers, normalement orientés.

c) *Groupe supérieur*. — Ce dernier comprend un nombre assez élevé de petits faisceaux, mais orientés en sens inverse des précédents, c'est-à-dire avec leur bois tourné en bas et leur liber en haut.

L'écaille du *Narcissus* est constituée par un parenchyme homogène s'étendant d'une manière discontinue de l'épiderme supérieur à l'épiderme inférieur. Les cellules de l'épiderme supérieur sont plus petites et plus cutinisées ; celles de l'épiderme inférieur sont plus grandes et dépourvues de cuticule. Les stomates font également défaut aux deux faces. Le parenchyme est constitué par des cellules rondes présen-

tant entre elles peu de méats. De loin en loin, quelques-unes de ces cellules offrent sur la coupe une coloration plus foncée et sont remplies de grains d'amidon. Il existe un grand nombre de poches sécrétrices. Les faisceaux libéroligneux, très réduits comme volume, sont très espacés les uns des autres. Leur orientation est normale. Ils sont situés sur deux rangs; le rang supérieur qui en contient un nombre plus élevé, présente une différenciation plus avancée, tandis que les faisceaux du rang inférieur n'ont pas encore leurs éléments lignifiés.

En résumé, l'écaille souterraine de *Narcissus odorus* présente avec le limbe aérien, les différences suivantes :

- 1° Disparition des stomates et du tissu palissadique.
- 2° Structure plus compacte du parenchyme.
- 3° Présence de poches sécrétrices.
- 4° Accumulation des matières de réserve.
- 5° Faisceaux libéroligneux réduits en nombre et en dimensions, et orientation normale de tous les faisceaux.

Crocus vernus

L'écaille souterraine présente à considérer (fig 6) :

- 1° Un épiderme supérieur dont les cellules ont les parois relativement peu épaisses ;

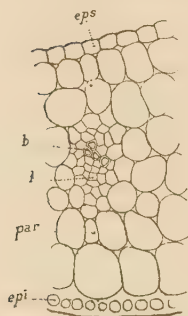


Fig. 6. — *Crocus vernus*.
Coupe de l'écaille souterraine; *eps*, épiderme supérieur; *b*, bois; *l*, liber; *par*, parenchyme homogène; *epi*, épiderme inférieur.

- 2° Un épiderme inférieur dont les cellules ont, au contraire, des parois généralement épaisses et cutinisées. Les stomates font totalement défaut aux deux faces ;

- 3° Un parenchyme composé de cellules rondes disposées sur plusieurs rangées et séparées les unes des autres par de petits méats ;

- 4° Des faisceaux libéroligneux situés au milieu du parenchyme, à égale distance des deux épidermes; ces faisceaux, normalement orientés, ont leur bois

extrêmement réduit. Les plus petits ont leurs éléments non encore lignifiés, alors que les plus gros renferment des vaisseaux lignifiés, mais en petit nombre, deux ou trois environ.

Le limbe aérien, vu en coupe transversale, présente une partie médiane ayant la forme d'un trapèze à grande base supérieure, et deux parties latérales en ailes venant se rattacher à cette grande base.

I. *Parties latérales.* — L'épiderme supérieur a des cellules à parois épaisses et dépourvues de stomates ; l'épiderme inférieur a des parois minces et les stomates y abondent. Immédiatement au-dessous de l'épiderme supérieur, se trouve un tissu palissadique disposé sur deux assises : ce tissu s'arrête au niveau où les cellules épidermiques perdent l'épaississement de leurs parois, de sorte qu'il fait totalement défaut à la face inférieure de l'organe. Le tissu lacuneux, situé en dessous du précédent, ne mérite pas, à proprement parler, ce nom, car les lacunes y sont excessivement réduites. Les cellules, de forme plus ou moins polygonale, sont accolées les unes aux autres et les méats y sont très rares.

Les faisceaux libéroligneux normalement orientés sont disposés sur un seul rang et présentent une alternance de grands et petits faisceaux. Ils sont plus rapprochés de la face inférieure, et les plus gros d'entre eux possèdent, en dehors du liber, un arc épais de sclérenchyme.

II. *Partie médiane.* — Sur les deux bases du trapèze, les cellules épidermiques ont des parois épaissies et sont dépourvues de stomates, tandis que sur les côtés obliques l'épiderme a des cellules à parois minces et possède des stomates. Au-dessous de l'épiderme, on observe quatre à cinq assises de cellules de petites dimensions et ne laissant entre elles que de très fins méats ; ces assises sont la continuation du tissu lacuneux des ailes. On y trouve de petits et de grands faisceaux libéroligneux en alternance régulière : deux gros faisceaux existent à chaque angle inférieur. Ici encore, comme dans les parties latérales, il existe un arc de sclérenchyme en dehors du liber des gros faisceaux. Tout au centre du trapèze, se trouvent des cellules de dimensions beaucoup plus considé-

rables que les précédentes et assez irrégulières. Ces cellules sont séparées les unes des autres par de grandes lacunes. La structure condensée de la périphérie est remplacée au centre par une structure beaucoup plus lâche.

En résumé, les principales différences qui existent entre les structures de l'écaille souterraine et de de la feuille aérienne du *Crocus vernus* sont les suivantes :

1° L'épiderme supérieur de l'écaille est non cutinisé, alors que l'épiderme inférieur présente une cuticule ; les épidermes de la feuille présentent une disposition inverse.

2° L'écaille ne possède pas de stomates, alors que la feuille en présente à la face inférieure.

3° La structure du parenchyme de l'écaille est homogène et compacte dans toute son étendue. La feuille présente, au-dessous de son épiderme supérieur, deux assises de tissu palissadique ; un tissu qui n'est pas, à vrai dire, un tissu lacuneux, lui fait suite. Les lacunes n'existent réellement qu'au milieu de la feuille, au centre du trapèze formé par la partie médiane.

4° Les faisceaux libéroligneux de l'écaille sont réduits en nombre et en dimensions ; ceux de la feuille sont beaucoup plus développés et présentent un appareil de soutien très caractérisé.

Colchicum autumnale

L'écaille souterraine de Colchique possède un épiderme supérieur composé de cellules rondes et dont la paroi externe est dépourvue de cuticule (Pl. I, fig. 9). La première assise sous-épidermique est également formée de cellules arrondies, étroitement appliquées les unes contre les autres. Les couches sous-jacentes comprennent des cellules plus volumineuses que les précédentes et polygonales. Les faisceaux libéroligneux, très espacés les uns des autres, renferment un à deux vaisseaux du bois de forme polygonale : certains faisceaux n'ont pas encore leur bois différencié. L'épiderme inférieur est composé de cellules arrondies comme celles de l'épiderme supérieur et dépourvues également de cuticule.

Les deux épidermes de la feuille possèdent également une cuticule très épaisse ; en dedans de chacun d'eux, il existe une assise de tissu palissadique qui faisait totalement défaut dans l'écaille. La structure du parenchyme est plus lacuneuse ; les cellules de forme arrondie sont séparées les unes des autres par des méats plus accentués. Les faisceaux sont plus développés et, dans chacun d'entre eux, le nombre des vaisseaux du bois est plus élevé (Pl. I, fig. 8).

Donc, les différences essentielles que l'on constate entre les structures de l'écaille et de la feuille de Colchique, sont :

- 1° Disparition complète du tissu palissadique dans l'écaille.
- 2° Diminution du nombre des vaisseaux ligneux.

Polygonatum multiflorum

Si l'on examine la coupe transversale d'une écaille de *Polygonatum multiflorum*, on y retrouve la structure typique des écailles souterraines, à savoir :

- 1° Un épiderme supérieur peu cutinisé.
- 2° Un parenchyme uniforme, composé de cellules polygonales séparées par des intervalles de peu d'importance.
- 3° Des faisceaux libéroligneux réduits en nombre et en dimensions, et normalement orientés.
- 4° Un épiderme inférieur formé de cellules pourvues de cuticule. Les stomates font défaut aux deux faces.

La feuille aérienne présente, d'une façon générale, un épaissement plus considérable des parois cellulaires épidermiques ; des stomates existent à la face inférieure. Celle-ci présente d'ailleurs une série de saillies correspondant aux nervures principales et qui font défaut dans l'écaille. Le parenchyme n'est pas ici différencié en un tissu palissadique et un tissu lacuneux. D'une face à l'autre de la feuille il est constitué par des cellules allongées dans le sens transversal, assez intimement unies entre elles. Les faisceaux libéroligneux acquièrent une importance considérable. Le nombre des vaisseaux du bois s'élève dans chaque faisceau de 15 à 20, alors qu'il n'était guère que de 9 à 10 dans les faisceaux les

plus volumineux de l'écaïlle. Le développement de ces faisceaux est tel qu'ils occupent presque toute l'épaisseur de la feuille ; ils ne sont séparés des épidermes que par quelques assises de cellules collenchymateuses, plus développées à la face inférieure qu'à la face supérieure.

Nymphæa alba

L'écaïlle souterraine de *Nymphæa* est constituée d'une face à l'autre par un parenchyme d'une homogénéité absolue. Les

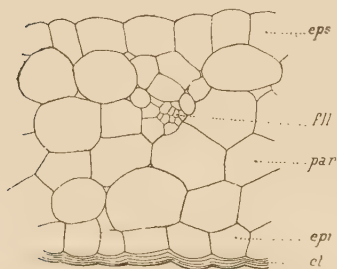


Fig. 7.— *Nymphæa alba*. Écaïlle souterraine; *eps*, épiderme supérieur; *fl*, faisceau libéroligneux; *par*, parenchyme homogène; *epi*, épiderme inférieur; *ct*, cuticule.

cellules de l'épiderme supérieur ont leurs parois très minces ; la paroi externe des cellules épidermiques inférieures est pourvue de cuticule. Le parenchyme est uniformément composé d'une série de cellules disposées sur trois ou quatre rangées : les cellules sont de forme plus ou moins polygonale et sont intimement unies entre elles, sans interposition de méats. De loin en loin, apparaissent de très rares fais-

ceaux libéroligneux dans lesquels les vaisseaux du bois ne sont pas lignifiés encore (fig. 7).

Le limbe présente un épiderme supérieur à cuticule très peu épaisse et pourvue de stomates. En dedans, on trouve le tissu palissadique constitué par de longues cellules allongées et disposées sur trois ou quatre assises. Le tissu lacuneux est formé par des lacunes énormes, de forme rectangulaire à grand diamètre perpendiculaire à la surface : ces lacunes sont séparées les unes des autres par des colonnes de parenchyme, constituées par des cellules rondes séparées les unes des autres par des méats. Dans chacune des colonnes est situé un faisceau libéroligneux. Ce faisceau, bien développé, renferme quatre à cinq vaisseaux du bois de forme arrondie,

et des fibres libériennes en grand nombre. Au sommet des colonnes, au point où elles se continuent avec le tissu palissadique, se trouvent à droite et à gauche deux petits faisceaux libéroligneux à éléments moins développés.

De très grandes cellules, colorées fortement par le vert d'iode et ramifiées en tous sens, parcourent la feuille dans toute son épaisseur.

A la base des colonnes, se trouvent trois à quatre assises de cellules collenchymateuses. La face inférieure des lacunes est composée de deux couches de cellules à parois minces. En regard des colonnes, les cellules de l'épiderme inférieur ont leurs parois externes épaissies ; il n'en est pas de même en regard des lacunes.

Ainsi donc, on voit que la différenciation du limbe foliaire en un tissu palissadique et un tissu lacuneux fait défaut dans l'écaille. Celle-ci a une structure plus compacte, plus condensée. Les éléments collenchymateux ont également disparu chez elle. Les faisceaux y sont beaucoup moins développés. Les grandes cellules ramifiées, qui jouent chez la feuille le rôle d'appareil de soutien, sont absentes dans l'écaille. Les stomates manquent. Telles sont les principales différences qui existent entre la feuille et l'écaille du *Nymphaea alba*.

Typha latifolia

L'épiderme supérieur d'une écaille de *Typha* est composé de cellules à parois minces, allongées dans le sens transversal (fig. 8, B). Au dessous, le parenchyme est constitué par une ou deux assises de cellules de dimensions assez considérables, de forme polygonale et intimement unies entre elles, sans interposition de méats. En dedans, sont situées en alternance régulière les unes avec les autres, soit des lacunes à grand axe transversal, soit des colonnes de parenchyme, comprenant sur une même assise cinq ou six cellules, et dans lesquelles est situé un faisceau libéroligneux. Ce faisceau est composé d'éléments fort peu différenciés, dans lesquels les vaisseaux du bois ne sont pas encore lignifiés.

Au dessous des lacunes, se trouvent trois à quatre assises de cellules offrant la même disposition que celle signalée plus haut. Dans les dernières en contact avec l'épiderme inférieur, sont par places des îlots de collenchyme. Les cellules de l'épiderme inférieur présentent une paroi externe nettement cutinisée.

Or, si on observe la coupe d'une feuille de *Typha* (fig. 8, A), on constate que l'épiderme est formé de cellules dont toutes les parois sont fortement cutinisées; au lieu d'être lisse

comme dans l'écaille, il présente de loin en loin, des saillies, au contact desquelles se trouve un paquet de sclérenchyme.

Dans l'intervalle de ces saillies, l'épiderme est en rapport, intérieurement, avec du tissu palissadique disposé sur trois assises

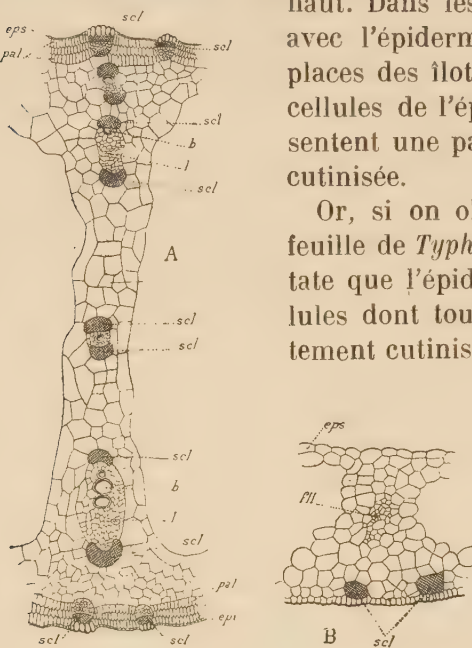


Fig. 8. — (1/2 schémat). *Typha latifolia*. A, Feuille aérienne; B, Écaille souterraine; eps, épiderme supérieur; scl, sclérenchyme; pal, tissu palissadique; b, bois, l, liber; fl, faisceau libéroligneux; epi, épiderme inférieur.

de cellules. Ces cellules, qui ont une forme hexagonale, à grand diamètre perpendiculaire à la surface, sont intimement appliquées les unes contre les autres. En dessous du tissu palissadique, vient le tissu lacuneux, composé de cellules plus ou moins polygonales, unies entre elles et constituant de longues colonnes s'étendant d'une face à l'autre de la feuille. Ces colonnes sont plus allongées, plus grêles que dans l'écaille où elles sont, au contraire, plus épaisses, plus ramassées.

Chaque colonne renferme trois faisceaux libéroligneux : un situé au milieu, et un autre à chaque extrémité. Le

faisceau médian est le moins développé. Chaque faisceau, considéré en particulier, a son bois et son liber entourés d'un arc de sclérenchyme très épais, qui fait totalement défaut dans l'écaille.

Entre les colonnes et les séparant les unes des autres, apparaissent de très grandes lacunes, rectangulaires, à grand axe transversal.

A la face inférieure des lacunes, on observe le même aspect qu'à la face supérieure; c'est-à-dire, qu'après un parenchyme constitué par quatre à cinq assises de cellules polygonales, se trouve un tissu palissadique formé de cellules hexagonales, intimement unies, limitées elles-mêmes en dehors par un épiderme à parois nettement cutinisées.

Ainsi donc, les différences essentielles que l'on observe entre la structure de l'écaille et de la feuille de *Typha* peuvent être résumées dans le tableau suivant :

ÉCAILLE	FEUILLE
1) Épidermes peu cutinisés.	1) Épidermes très cutinisés.
2) Pas de tissu en palissade.	2) Trois assises de tissu en palissade à chaque face.
3) Appareil vasculaire réduit, non lignifié.	3) Appareil vasculaire beaucoup plus développé.
4) Pas d'îlots de sclérenchyme en contact avec les épidermes.	4) Des îlots nombreux de sclérenchyme en contact avec les épidermes.
5) Pas d'arc de sclérenchyme autour des faisceaux.	5) Deux arcs de sclérenchyme autour des faisceaux libéro-ligneux : un en contact avec le bois, un autre en contact avec le liber.
6) Lacunes moins développées.	6) Lacunes plus développées.

Ornithogalum umbellatum

La feuille de l'*Ornithogalum umbellatum* présente un épiderme très cutinisé ; l'adhérence de la couche épidermique à la couche sous-jacente est absolue dans toute la surface de la feuille. Les stomates sont très nombreux et également développés aux deux faces de la feuille.

Immédiatement au-dessous de l'épiderme, se trouve une assise de tissu en palissade, au moins ébauchée. Les cellules allongées perpendiculairement à la surface de la feuille forment une couche continue tant à la face inférieure qu'à la face supérieure. En dedans, le parenchyme foliaire a une structure extrêmement lacuneuse. Les cellules sont arrondies et généralement régulières, séparées les unes des autres par des méats, lesquels sont de loin en loin suffisamment développés pour revêtir l'aspect de lacunes.

L'appareil vasculaire est très développé. Il comprend un certain nombre de faisceaux libéroligneux répartis en trois groupes principaux :

Premier groupe. — Les faisceaux sont situés à très peu de distance à l'intérieur du tissu palissadique.

Deuxième groupe. — Situé en dedans du précédent et constitué par des faisceaux plus développés.

Troisième groupe. — Les faisceaux sont encore plus développés et situés au centre même du parenchyme.

Tous les faisceaux ont leur orientation normale, et chaque faisceau considéré en particulier a une forme plus ou moins arrondie.

L'écaille souterraine de l'*Ornithogalum* présente un épiderme moins développé, moins cutinisé que celui de la feuille. L'adhérence de l'épiderme avec les couches sous-jacentes est beaucoup moins intime. Sur beaucoup de coupes, l'épiderme s'est détaché du parenchyme avec une extrême facilité.

On ne trouve pas ici, en dedans de la couche épidermique, de tissu en palissade. La forme et la disposition des cellules du parenchyme diffèrent de celles observées dans la feuille. Au lieu de cellules arrondies séparées les unes des autres

par des méats et même par des lacunes, on trouve des cellules de forme polygonale, sans la moindre interposition de méats. Il y a, en quelque sorte, condensation des tissus.

La réduction de l'appareil vasculaire est manifeste. On n'observe plus, comme dans la feuille, un nombre assez élevé de faisceaux libéroligneux répartis en trois groupes, mais seulement quelques faisceaux marginaux fort peu développés, d'ailleurs, et très distants les uns des autres. La réduction s'opère donc à la fois et sur le nombre des faisceaux et sur l'importance de chacun d'entre eux considéré en particulier. En valeur absolue, leur nombre est peut-être aussi élevé dans l'écaille que dans la feuille : mais, en fait, il l'est beaucoup moins, étant donné que les dimensions de l'écaille sont plus considérables que celles de la feuille. D'ailleurs, la forme des faisceaux n'est pas identique dans les deux cas. Arrondis dans la feuille, ils sont franchement polygonaux dans l'écaille. Il y a là une différence analogue à celle que nous avons constatée plus haut entre la forme des cellules des parenchymes.

On trouve, dans l'écaille, des matières de réserve en très grande abondance : elles existent dans presque toutes les cellules, mais principalement dans celles qui sont situées contre l'épiderme inférieur. Ces réserves, formées surtout par de l'amidon, manquaient dans la feuille.

En résumé, l'anatomie de l'écaille présente comme différences avec l'anatomie de la feuille :

1° Un épiderme moins épais, moins cutinisé, moins adhérent.

2° La disparition complète du tissu en palissade.

3° Une structure plus compacte.

4° La réduction de l'appareil vasculaire :

a) Réduction du nombre des faisceaux libéroligneux.

b) Réduction du volume de chaque faisceau considéré en particulier.

5° La présence de matériaux de réserve.

Mentha aquatica

Les cellules épidermiques de l'écaille sont tabulaires et ont des parois minces à la face supérieure: elles sont arrondies et possèdent une cuticule très développée à la face inférieure. Les stomates font défaut aux deux faces. Le parenchyme est constitué d'une face à l'autre par des cellules rondes séparées les unes des autres par des méats. Les faisceaux libéro-ligneux, très distants les uns des autres, renferment cinq à six vaisseaux du bois, petits et de forme polygonale (Pl. II, fig. 12).

Le limbe possède un épiderme supérieur présentant sensiblement les mêmes caractères que celui de l'écaille, mais les cellules de l'épiderme inférieur ont une cuticule beaucoup moins développée et elles possèdent en plus des stomates. Le mésophylle est différencié en une assise de tissu palissadique et un tissu lacuneux. Les faisceaux libéroligneux renferment des vaisseaux du bois polygonaux, de dimensions à peu près égales à celles des vaisseaux de l'écaille, mais en nombre plus élevé (une douzaine environ) (Pl. II, fig. 13).

En somme, l'écaille de *Mentha aquatica* diffère de la feuille :

1° Par son épiderme inférieur plus cutinisé et dépourvu de stomates.

2° Par l'homogénéité de son parenchyme.

3° Par le moindre développement de son appareil vasculaire.

Linaria vulgaris

L'écaille de *Linaria* présente, sur une coupe transversale, une face inférieure plane et une face supérieure ayant à peu près la forme d'une demi-circonférence. Les cellules épidermiques, sont arrondies et ont des parois généralement peu épaissies. Immédiatement en dessous de l'épiderme supérieur, se trouve une première assise de cellules allongées perpendiculairement à la surface. Le parenchyme qui lui fait suite est composé de cellules rondes séparées les unes des autres par quelques méats. Les faisceaux libéroligneux sont en nombre

peu élevé ; il existe un faisceau médian le plus développé, et, de chaque côté de celui-ci, trois autres faisceaux de moindres dimensions. Le faisceau médian renferme au plus six à sept vaisseaux ligneux, tandis que les faisceaux latéraux n'ont pas encore leur bois différencié.

Le limbe présente, à la face inférieure, une saillie médiane en regard du faisceau principal. A ce niveau, les cellules épidermiques inférieures ont des parois très épaissies ; il en est de même aux deux extrémités de la feuille. Partout ailleurs, les cellules épidermiques ont une forme arrondie et possèdent une cuticule peu développée. En dessous de l'épiderme supérieur, on trouve du tissu en palissade disposé sur deux rangées : ce tissu palissadique existe également aux deux extrémités de la feuille et cesse à l'endroit où la face latérale se continue avec la face inférieure. Dans le tissu lacuneux, très développé, sont situés les faisceaux libéroligneux, au nombre d'une quinzaine environ. Le faisceau médian, le plus développé, comprend de 12 à 13 vaisseaux du bois.

Ainsi donc, l'écaille du *Linaria* diffère du limbe :

- 1° Par la disparition du collenchyme.
- 2° Par la diminution du tissu en palissade.
- 3° Par la structure de son parenchyme, qui est moins lacuneuse.
- 4° Par la réduction de l'appareil vasculaire.

Echinops sphærocephalus

L'écaille a sur une coupe transversale la forme d'un croissant.

L'épiderme est composé de cellules qui, vers les extrémités du croissant, sont arrondies, petites et dépourvues de cuticule, alors que, vers le milieu, elles deviennent tabulaires, sont de dimensions plus grandes et ont des parois plus épaissies. Il existe en dedans de l'épiderme, une couche de cellules qui, à la face supérieure, ont leur grand diamètre parallèle à la surface et sont isodiamétriques à la face inférieure. Ces cellules sont intimement unies entre elles, sans méats. En dedans,

le parenchyme est constitué uniformément par des cellules polygonales séparées les unes des autres par des méats peu

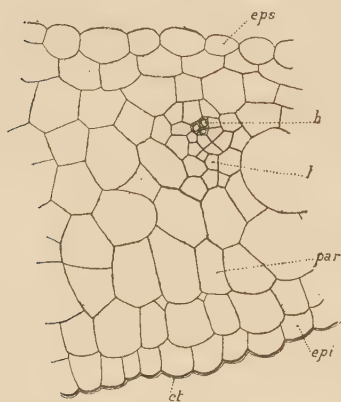


Fig. 9. — *Echinops sphærocephalus*.
Coupe de l'écaïlle souterraine :
eps, épiderme supérieur ; *b*, bois ;
l, liber ; *par*, parenchyme
homogène ; *epi*, épiderme infé-
rieur ; *ct*, cuticule.

importants. Les faisceaux sont mal développés ; la plupart d'entre eux n'ont pas leurs éléments ligneux différenciés ; les plus gros possèdent six à sept vaisseaux du bois, de forme polygonale (fig. 9).

Le pétiole offre sur la coupe la même forme en croissant que l'écaïlle.

Il possède à la face supérieure un épiderme composé de cellules arrondies, à parois épaissies ; la couche sous-jacente est collenchymateuse. A la face inférieure, l'épiderme présente les mêmes caractères qu'à la face supé-

rieure, mais, en dedans de lui, le collenchyme existe sur un nombre plus élevé de rangées de cellules. La structure du parenchyme est polygonale, avec fort peu de méats. Les faisceaux libéroligneux sont plus développés que dans l'écaïlle, tant en nombre qu'en valeur respective de chaque faisceau ; dans chacun d'entre eux, les vaisseaux du bois ont une forme arrondie, et leur nombre s'élève, en moyenne, de 13 à 15.

Le limbe comprend un épiderme peu cutinisé aux deux faces, et le mésophylle est divisé en un tissu palissadique et un tissu lacuneux d'égale valeur. Les faisceaux libéroligneux possèdent des vaisseaux du bois arrondis. En face des nervures principales, l'épiderme inférieur est épaissi et la première assise de cellules situées en dedans de lui devient collenchymateuse.

Si l'on compare les trois coupes, on voit que l'écaïlle

d'*Echinops* se rapproche nettement du pétiole et que les principales différences entre ces deux organes consistent :

1° Dans l'épaisseur des parois cellulaires épidermiques de l'écaille ;

2° Dans la disparition du collenchyme ;

3° Dans la réduction de l'appareil vasculaire.

Saponaria officinalis

L'épiderme supérieur de l'écaille est composé de cellules arrondies de petites dimensions et peu cutinisées : les cellules de l'épiderme inférieur, également peu cutinisées, présentent des dimensions plus considérables. Il existe quelques rares stomates à la face inférieure : les poils font défaut. Le parenchyme, homogène, est constitué par des cellules rondes, de dimensions plus considérables et séparées par de faibles méats. Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de trois, situés sur un arc ouvert en haut : il y en a un médian et deux autres latéraux, situés à peu de distance du précédent. La différence qui existe entre ce nombre restreint de faisceaux et celui beaucoup plus élevé de la feuille est d'autant plus manifeste que l'écaille présente, sur une coupe transversale, une épaisseur plus considérable que celle du limbe foliaire. Le nombre des vaisseaux ligneux dans chaque faisceau est également très réduit : il s'élève en moyenne de huit à dix par faisceau.

Dans le limbe, l'épiderme supérieur est formé de cellules tabulaires, dont les parois sont peu cutinisées : les cellules de l'épiderme inférieur sont plus petites et arrondies. En face des nervures principales, les deux épidermes deviennent plus épais, principalement du côté de la face inférieure. Des stomates existent aux deux faces. Le parenchyme présente un tissu palissadique disposé sur deux rangées et un tissu lacuneux.

Les faisceaux libéroligneux sont en nombre considérable et sont situés sur une seule rangée, à l'union du tissu palissadique et du tissu lacuneux. Le nombre des vaisseaux du bois, dans chaque faisceau, est assez élevé (35 à 40 environ).

L'écaille souterraine de la *Saponaire* diffère donc principalement de la feuille aérienne :

- 1° Par son parenchyme homogène ;
- 2° Par le développement moindre des faisceaux libéro-ligneux.

Matthiola incana

L'écaille souterraine (fig. 10, C) présente ici un épiderme supérieur composé de cellules possédant une cuticule peu développée ; cette cuticule, peu apparente sur les faces latérales de la coupe, devient plus nette à la face inférieure. Les cellules de l'épiderme supérieur sont isodiamétriques, tandis que celles de l'épiderme inférieur sont allongées dans le sens transversal et plus petites. Celles-ci ont toutes leurs parois généralement plus épaisses qu'à la face supérieure.

En dedans de l'épiderme inférieur, se trouve une première couche de cellules petites, allongées dans le sens transversal et intimement unies entre elles. Cette assise fait défaut en dedans de l'épiderme supérieur. Le parenchyme est constitué par des cellules assez volumineuses séparées les unes des autres par de très fins méats. Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de trois : le plus développé est situé dans le plan médian de symétrie, il renferme environ 12 à 15 vaisseaux du bois, les deux autres situés à quelque distance du précédent, l'un à droite, l'autre à gauche, sont moins développés et ont leurs éléments encore peu différenciés.

Pour étudier la structure du limbe de *Matthiola*, il est indispensable de faire deux coupes : l'une, à la base du limbe, l'autre, à son sommet.

La première coupe faite à la base (fig. 10, B), montre un épiderme constitué par des cellules qui présentent leur grand diamètre perpendiculaire à la surface ; ces cellules, qui ont en général toutes leurs parois fortement épaissies, présentent une cuticule très développée. Des poils et des stomates existent aux deux faces. La première assise située immédiatement en dedans de l'épiderme inférieur est collenchymateuse, principalement en regard du faisceau médian. Le parenchyme est formé de cellules dont la forme est plus sinueuse que

celle des cellules de l'écaille, mais les méats sont très peu accusés.

Le système vasculaire est extrêmement développé. Il comprend :

1° Un faisceau situé dans le plan médian de symétrie. Ce faisceau, le plus important, renferme un nombre de vaisseaux

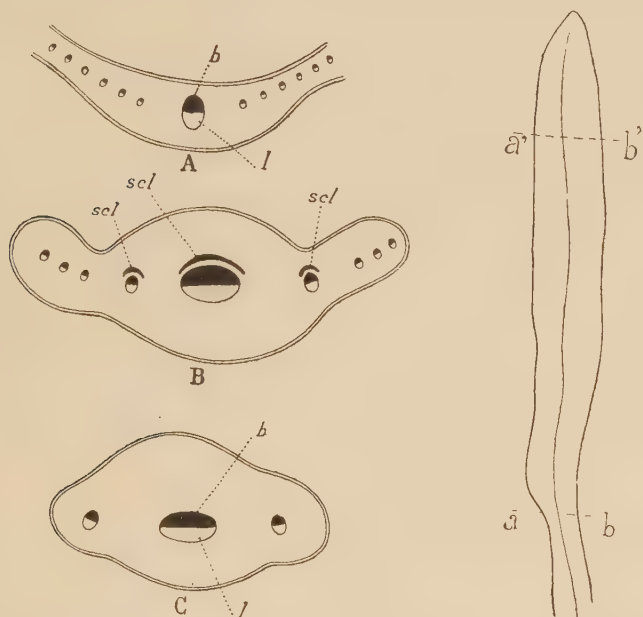


Fig. 10. — (schémat). *Matthiola incana*. A, Coupe de la feuille aérienne en a' b' ; B, Coupe de la même feuille en a b ; C, Coupe de l'écaille souterraine; b , bois; l , liber; scl , sclérenchyme.

ligneux considérable (150 à 200). Il existe même, dans la zone périmédullaire, certaines cellules conjonctives dont les parois se sont lignifiées.

2° A droite et à gauche de ce premier faisceau, un faisceau moins développé comprenant environ une soixantaine de vaisseaux de bois. La zone périnédullaire renferme, comme précédemment, un certain nombre de cellules à parois lignifiées.

3° Enfin, en dehors des faisceaux du deuxième groupe, trois faisceaux plus petits encore.

Il y a donc ici, au lieu des trois faisceaux observés dans l'écaille, un nombre plus élevé (neuf faisceaux), et chacun d'entre eux renferme une plus grande proportion de vaisseaux de bois.

Or, si on examine une deuxième coupe, faite dans la partie supérieure du limbe (fig. 10, A), on voit qu'elle revêt, non plus les caractères d'un pétiole, comme c'était le cas tout à l'heure, mais bien ceux d'un véritable limbe. Sans être encore très accentuée, la différenciation du parenchyme en un tissu palissadique et un tissu lacuneux apparaît. Les cellules en palissade sont situées sur une seule assise, et les lacunes y sont relativement développées.

La structure de l'écaille de *Matthiola* se rapproche donc de la structure de la base du limbe, par son parenchyme plus homogène, par la situation des faisceaux sur un arc ouvert en haut ; elle en diffère par tous les caractères distinctifs des écailles, c'est-à-dire, par un épiderme moins cutinisé, l'absence de poils, la disparition du collenchyme, la structure plus compacte, la réduction de l'appareil vasculaire.

Valeriana officinalis

A la face supérieure, l'épiderme de l'écaille est formé de cellules tabulaires, à parois latérales légèrement flexueuses et à paroi externe pourvue d'une cuticule très mince. Au-dessous est une première assise de cellules dont le grand diamètre est parallèle à la surface : puis s'étend, jusqu'à l'épiderme inférieur, un parenchyme homogène, formé de cellules arrondies, volumineuses et séparées les unes des autres par des méats peu importants. Les deux dernières assises en contact avec l'épiderme inférieur sont composées de cellules plus petites que les précédentes et sans méats. L'épiderme inférieur a des cellules généralement peu épaisses, sauf en regard du faisceau libéro-ligneux médian. Les deux faces sont dépourvues de stomates.

Les faisceaux sont au nombre de cinq, disposés selon un arc ouvert en haut. Le faisceau médian renferme environ une dizaine de vaisseaux de bois : les latéraux en contiennent un nombre moindre.

Une coupe, faite à la partie supérieure du limbe, nous montre un épiderme dont les cellules ont des parois plus épaisses que dans l'écaille. Au niveau des nervures principales, l'épiderme s'épaissit et la première assise située en dedans de lui a des parois collenchymateuses. La différenciation du mésophylle est manifeste. Le tissu palissadique comprend une seule couche de cellules : le tissu lacuneux renferme des méats développés. Les faisceaux libéroligneux sont plus importants que dans l'écaille, tant par leur nombre que par les dimensions de chacun d'eux en particulier.

A la base du limbe, la section présente un aspect tout différent. La face supérieure est plane ou légèrement convexe en dedans : la face inférieure présente une série de saillies correspondant à des nervures et séparées par un nombre égal de dépressions. L'épiderme présente la même disposition que plus haut : il est formé de cellules plus ou moins arrondies et dont les parois sont relativement minces, sauf en regard des saillies, où il est plus épais. Les premières assises situées en dedans de l'épiderme présentent les mêmes caractères : les faisceaux libéroligneux sont également développés : mais le point important est l'homogénéité du parenchyme. Il n'y a plus ici, comme dans la coupe faite au sommet du limbe, de différenciation entre un tissu palissadique et un tissu lacuneux : le mésophylle est constitué par des cellules de forme variable, arrondies ou légèrement sinueuses et séparées les unes des autres par de faibles méats.

Or, ce fait rapproche nettement cette structure de celle de l'écaille. Sans doute, la coupe faite à la base du limbe nous montre un appareil vasculaire plus développé, un tissu collenchymateux plus abondant : mais dans les deux organes, la structure essentielle reste la même.

Lilium candidum

L'épiderme supérieur de l'écaille du *Lys* est formé de cellules tabulaires à parois minces. Au dessous de l'épiderme se trouve une première assise de cellules présentant à peu près les mêmes caractères, sauf toutefois que leurs dimensions

sont plus grandes. Le parenchyme est d'une uniformité absolue dans toute l'épaisseur de l'écaille. Il est formé de grandes cellules polygonales unies intimement les unes aux autres, sans la moindre interposition de méats. Certaines de ces cellules sont remplies de grains d'amidon. De très rares faisceaux libéroligneux sont épars dans ce parenchyme. Le nombre des vaisseaux de bois est peu élevé dans chaque faisceau (sept à huit au plus). Les cellules épidermiques inférieures sont de forme plus ou moins arrondie ; leurs dimensions sont plus grandes que celles de l'épiderme supérieur, sans toutefois égaler celles des cellules du parenchyme : leurs parois sont également très minces. Les stomates manquent aux deux faces.

Il y a donc trois points principaux qui frappent, lorsqu'on examine une semblable écaille de *Lilium* :

1° La structure uniforme et très compacte du parenchyme.

2° La rareté et les dimensions restreintes des faisceaux libéroligneux.

3° La présence de très abondantes matières de réserve.

Or, en étudiant le limbe de la même plante, on constate de profondes différences de structure.

Les cellules de l'épiderme supérieur possèdent tout d'abord une cuticule beaucoup plus développée ; leur forme est plus arrondie que dans l'écaille. Des stomates existent aux deux faces. La différenciation du parenchyme en un tissu palissadique et un tissu lacuneux est peu accentuée ; cependant, au-dessous de l'épiderme existe une assise de cellules rectangulaires dont le grand diamètre est perpendiculaire à la surface de la feuille. Les tissus sous-jacents sont formés de cellules rondes, de faibles dimensions et séparées par des méats peu accentués. Le nombre des faisceaux libéroligneux est bien plus élevé que dans l'écaille, et leur différenciation est plus avancée. On compte dans les faisceaux principaux, une trentaine environ de vaisseaux du bois. L'épiderme inférieur est composé de cellules dont les dimensions sont plus petites que celles de l'épiderme supérieur et dont la cuticule est moins développée.

(E) ÉCAILLES AÉRIENNES ET ÉCAILLES SOUTERRAINES

Monotropa Hypopitys

Écaille souterraine (Pl. II, fig. 16). — L'épiderme est constitué par des cellules de forme arrondie et à parois très minces. Le parenchyme qui s'étend uniformément d'un épiderme à l'autre, comprend trois à quatre rangées de cellules polygonales intimement unies, sans la moindre interposition de méats. Les faisceaux libéroligneux sont situés par groupe de deux, à peu de distance de l'épiderme supérieur : leurs dimensions sont restreintes et leurs éléments mal différenciés.

Écaille aérienne (Pl. II, fig. 17). — L'épiderme est sensiblement le même que dans l'écaille souterraine. Le parenchyme est également constitué par des cellules polygonales et sans méats, mais leurs dimensions sont plus petites. Il comprend sept à huit rangées de cellules, alors que précédemment il n'y en avait que trois ou quatre. De plus, la différenciation des faisceaux libéroligneux est plus avancée. Chacun d'eux possède trois à quatre petits faisceaux du bois de forme polygonale et un liber plus développé.

L'écaille souterraine diffère donc de l'écaille aérienne :

- 1° Par l'épaisseur moindre de son parenchyme.
- 2° Par les dimensions plus considérables de ses cellules.
- 3° Par le développement moins avancé de son appareil vasculaire.

Asparagus officinalis

L'écaille souterraine possède un épiderme supérieur formé de cellules tabulaires dépourvues de cuticule et un épiderme inférieur dont les cellules sont allongées perpendiculairement à la surface, à parois latérales sinueuses et à paroi externe pourvue d'une cuticule très développée. Les stomates font également défaut aux deux faces. Le parenchyme est homogène, composé de cellules plus ou moins polygonales, séparées par quelques méats. Les faisceaux libéroligneux sont situés

à peu de distance de l'épiderme supérieur : la plupart d'entre eux n'ont pas leurs éléments différenciés et les plus gros ne renferment environ qu'une dizaine de vaisseaux de bois (Pl. I, fig. 7).

En somme, trois caractères principaux ressortent :

1° Epiderme inférieur très cutinisé et dépourvu de stomates.

2° Parenchyme homogène avec peu de méats.

3° Faisceaux libéroligneux peu développés.

• Dans l'écaille aérienne, l'épiderme supérieur présente à peu près les mêmes caractères que dans l'écaille souterraine, mais l'épiderme inférieur présente des différences. Tout d'abord, la paroi externe des cellules est dépourvue de cuticule ou du moins celle-ci est réduite, les parois latérales sont moins sinueuses : de plus, il existe des stomates en très grande quantité.

Le parenchyme offre sensiblement le même aspect que dans l'écaille souterraine : il est composé de cellules également polygonales, séparées par quelques méats. Vers la face supérieure, ces cellules tendent à devenir sinueuses. Les faisceaux libéroligneux plus élevés en nombre, présentent une quantité de vaisseaux du bois plus considérable ; leurs parois sont mieux lignifiées, et, à la face externe du liber, certaines cellules du péricycle ont leurs parois plus épaissies (Pl. I, fig. 6).

L'écaille souterraine d'Asperge présente donc, comme différences avec l'écaille aérienne :

1° Une cutinisation plus accentuée de l'épiderme inférieur et une disparition des stomates de ce même épiderme.

2° Un développement moindre de l'appareil vasculaire.

DEUXIÈME PARTIE

ANATOMIE EXPÉRIMENTALE DES FEUILLES
SOUTERRAINES

Nous avons entrepris, au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, deux séries d'expériences. Dans la première série, nous avons enfoui sous le sol, de jeunes rameaux pendant un laps de temps variant de un à deux mois : nous avons ainsi placé des feuilles aériennes dans les conditions de milieu où se développent d'ordinaire les écailles. Pour la deuxième série, nous avons fait l'expérience inverse : nous avons déterré des rhizomes et les avons placés à l'air et à la lumière, c'est-à-dire dans les conditions normales où se développent les feuilles.

Ainsi, notre première série d'expériences avait pour but la transformation de feuilles en écailles et la seconde série, la transformation inverse d'écailles en feuilles. Nous avons, de plus, placé certains des rhizomes déterrés à l'air et à l'obscurité, de façon à nous rendre compte quelles étaient, dans les écailles souterraines, les modifications de structure dues, d'une part, à l'absence de lumière, d'autre part, à l'influence du sol lui-même.

(A) PREMIÈRE SÉRIE D'EXPÉRIENCES AYANT POUR BUT
LA TRANSFORMATION DES FEUILLES EN ÉCAILLES**Glechoma hederacea**

I. STRUCTURE DE LA FEUILLE NORMALE.

A) *Pétiole*. — Le pétiole, sur une coupe transversale, présente une partie supérieure courbe, concave en dehors, se continuant latéralement avec deux petites ailes et une partie inférieure, ayant la forme d'un demi-cercle. L'épiderme est composé de cellules dont toutes les parois sont épaissies. Sur les faces latérales, la première ou les deux premières assises de cellules situées en dedans de l'épiderme ont des parois fortement collenchymateuses, tandis qu'au niveau de la face inférieure, le nombre des rangées de cellules où le collenchyme est développé s'élève à trois ou quatre : les deux ailes supérieures sont exclusivement constituées par du collenchyme.

En dedans, le parenchyme est formé de cellules arrondies, séparées les unes des autres par des méats. Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de trois, disposés selon un arc ouvert en haut : le faisceau le plus développé situé dans le plan médian de symétrie a son bois tourné en haut et son liber en bas : les deux faisceaux latéraux plus petits, situés à droite et à gauche du précédent, ont leur bois tourné en dedans et leur liber en dehors.

B) *Limbe* (Pl. III, fig. 18 et 19). — L'épiderme supérieur a, d'une façon générale, des cellules à parois plus épaisses que celles de l'épiderme inférieur : toutefois, au niveau d'une nervure, cet épiderme inférieur a des cellules à parois épaissies. Le collenchyme existe, à ce niveau, dans les deux ou trois assises de cellules situées en dedans de l'épiderme inférieur, tandis qu'à la face supérieure, il n'y a guère que la première assise sous-épidermique qui soit collenchymateuse. La face inférieure de la feuille présente de nombreux stomates.

La différenciation du mésophylle en un tissu palissadique et un tissu lacuneux est manifeste. Les cellules palissadiques sont courtes et disposées sur une seule assise ; les lacunes sont bien développées. Les faisceaux libéroligneux ont la disposition et l'orientation normales.

II. — STRUCTURE DE LA FEUILLE DÉVELOPPÉE SOUS TERRE.

A) *Pétiole*. — Le pétiole souterrain (fig. 11) est tout d'abord de dimensions sensiblement supérieures à celles du pétiole aérien. L'augmentation des diamètres porte principalement sur le diamètre transverse. De plus, la forme générale est différente. La face supérieure, sur la coupe, est plane au lieu d'être courbe, et les deux ailes transversales ont disparu, ou du moins ont considérablement diminué d'importance. Le collenchyme est ici très réduit. Les deux ou trois assises situées en dedans de l'épiderme supérieur n'ont plus de collenchyme, et celles situées en dedans de l'épiderme des faces latérales en possèdent encore, mais à un degré incomparablement moindre que dans le pétiole aérien.

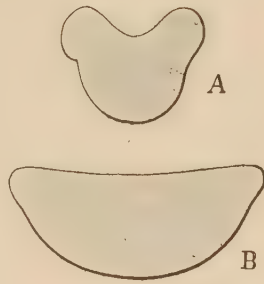


Fig. 11. — *Glechoma hederacea*. A, Coupe du pétiole aérien ; B, Coupe du pétiole souterrain.

Le parenchyme a une structure plus compacte. Les cellules ont une tendance à revêtir une forme polygonale et les méats sont moins nombreux. Les faisceaux libéroligneux sont en nombre égal et ont la même orientation que dans le pétiole aérien. Quoique bien développés, ils ont toutefois un nombre moins élevé de vaisseaux ligneux.

B) *Limbe* (Pl. III, fig. 20 et 21). — L'épiderme supérieur a des cellules moins cutinisées que celles du limbe aérien ; l'épiderme inférieur est, au contraire, pourvu de cuticule et dépourvu de stomates. En face des faisceaux, le collenchyme a disparu. La différenciation du mésophylle est encore mani-

ferme, mais les cellules palissadiques sont plus petites et plus intimement unies entre elles. Les lacunes font défaut; le tissu lacuneux est formé ici de cellules polygonales sans méats. Les vaisseaux du bois sont très réduits en nombre et en dimensions; le liber est composé d'éléments moins nombreux et moins serrés.

En somme, le séjour sous le sol a amené comme modifications de structure :

A) Dans le pétiole :

- 1° Une disparition des deux saillies latérales.
- 2° Une diminution du tissu collenchymateux.
- 3° Un développement moindre des vaisseaux ligneux.
- 4° Une structure plus compacte du parenchyme. Les cellules sont polygonales, au lieu d'être arrondies comme dans le pétiole aérien.

B) Dans le limbe :

1° Un épaississement moindre des cellules épidermiques supérieures et une cutinisation plus accentuée de l'épiderme inférieur.

2° La disparition des stomates.

3° Un tissu palissadique formé de cellules plus petites et plus intimement unies.

4° Une structure beaucoup plus compacte du tissu lacuneux.

5° La réduction de l'appareil vasculaire.

Trifolium repens

Nous avons enfoui de jeunes rameaux de *Trifolium repens* pendant un mois. Au bout de ce temps, les nouvelles feuilles développées sous le sol, présentaient un aspect très différent de celui des feuilles développées à l'air et à la lumière (fig. 12).

En effet, une feuille normale de cette plante présente un pétiole d'une longueur égale environ à deux centimètres et demi et un limbe de trois centimètres. Or, dans la feuille développée sous terre, le pétiole s'est allongé considérablement alors que le limbe est par contre très réduit. Le premier mesure 4 centimètres et demi, près du double par conséquent

du pétiole aérien, tandis que le limbe n'atteint guère plus d'un demi centimètre.

De plus, le pétiole souterrain, au lieu d'être cylindrique, est plus épaissi, principalement à la base : il présente à ce niveau une partie élargie, engainante, entourant le jeune rameau sur une longueur d'un centimètre.

En somme, le séjour sous le sol a amené dans la feuille

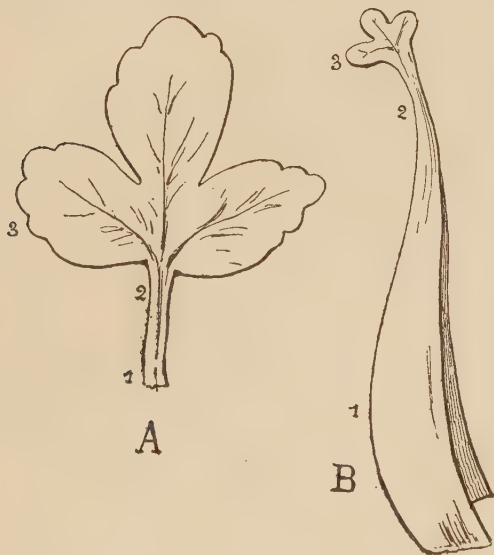


Fig. 12. — *Trifolium repens*. A, Feuille développée à l'air et à lumière ; B, Feuille développée sous le sol. — Cette figure montre que le pétiole (1 à 2) s'est considérablement allongé dans la feuille souterraine en même temps qu'il est devenu engainant à la base. Par contre, le limbe (3) s'est atrophié.

du *Trifolium repens* une forte réduction du limbe et un allongement très net du pétiole qui est devenu en même temps engainant à la base.

Si on pratique une coupe dans le pétiole aérien, on voit qu'il offre la forme d'un cœur de carte à jouer. L'épiderme est composé de cellules arrondies à parois fortement épaissies : à la face inférieure de la section, la première rangée de cellules situées en dedans de l'épiderme est collenchymateuse. Le parenchyme est formé de cellules rondes avec petits méats

triangulaires ; il existe trois faisceaux libéroligneux, le médian, plus développé : chacun d'eux renferme un nombre élevé de vaisseaux du bois. A la partie externe du liber, il existe un arc dont les éléments sont différenciés en un tissu de soutien.

La section du pétiole souterrain présente, à la partie supérieure, une forme à peu près identique à celle du pétiole aérien, mais les dimensions sont plus considérables.

Le parenchyme est également formé de cellules rondes avec méats peu importants.

Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de cinq, dont les dimensions vont en diminuant du faisceau médian aux faisceaux extrêmes : mais il faut remarquer que dans chacun d'eux le bois est très réduit, par rapport à celui des faisceaux du pétiole aérien. Le faisceau médian de celui-ci renfermait une vingtaine de vaisseaux du bois ; celui du pétiole souterrain en renferme environ la moitié.

A la base du pétiole, la forme de la section varie : elle présente une face supérieure légèrement concave en dehors, avec deux petites ailes perpendiculaires, et une face inférieure circulaire. Les cellules épidermiques sont arrondies à la face supérieure, allongées perpendiculairement à la surface et plissées sur leurs faces latérales, à la face inférieure. L'aspect général du parenchyme est le même, et le nombre, ainsi que la disposition des faisceaux libéroligneux, est identique.

Nous voyons donc que les différences anatomiques qui existent entre le pétiole aérien et le pétiole souterrain de *Trifolium repens* sont de peu d'importance, ou du moins ne sont pas aussi accentuées que semblerait l'indiquer tout d'abord la morphologie externe. Elles consistent principalement dans la diminution du collenchyme et dans la réduction de la lignification. Au point de vue de l'aspect extérieur, nous avons vu, au contraire, que les différences étaient très nettes et qu'elles consistaient surtout dans l'atrophie du limbe, l'allongement et l'épaisseur du pétiole développé dans le sol.

Veronica Chamædrys

Nous avons trouvé un jeune rameau de *Veronica Chamædrys* enterré accidentellement et nous avons comparé la structure de la feuille aérienne avec celle de la feuille ainsi devenue souterraine.

Dans la partie aérienne, l'épiderme de la face supérieure est formé de cellules de grandes dimensions, de forme tabulaire et à parois cutinisées : celui de la face inférieure a des cellules à parois moins épaisses. Au niveau des nervures principales, les deux ou trois premières assises situées en dedans de lui deviennent collenchymateuses. Les deux épidermes possèdent des stomates et des poils.

Dans la partie souterraine, l'épiderme supérieur a des cellules arrondies et de dimensions beaucoup moindres que dans la partie aérienne : l'épiderme inférieur a la même forme que le supérieur, mais ils possèdent tous deux des parois beaucoup plus épaisses. Les stomates font défaut.

Hors du sol, le mésophylle est différencié en un tissu palissadique disposé sur une seule couche et un tissu lacuneux à lacunes peu importantes, tandis que dans le sol, le parenchyme est constitué uniformément d'un épiderme à l'autre par des cellules plus ou moins polygonales, séparées par des méats très réduits. Il existe de l'amidon en abondance.

Les faisceaux libéroligneux de la feuille aérienne comprennent une dizaine de vaisseaux du bois polygonaux et un liber très développé : chaque faisceau est entouré d'un endoderme mal différencié. Dans la feuille souterraine, au contraire, l'endoderme est très net ; les faisceaux renferment six à sept vaisseaux ligneux de forme polygonale et de calibre très réduit.

Ainsi donc, l'influence du milieu souterrain s'est manifesté ici :

- 1° Par la cutinisation plus accentuée de l'épiderme inférieur.
- 2° La disparition des poils et des stomates.
- 3° L'homogénéité et la structure plus compacte du parenchyme.
- 4° La différenciation plus nette de l'endoderme.
- 5° La réduction des faisceaux libéroligneux.
- 6° L'apparition des matières de réserve.

Vinca minor

Nous avons également trouvé un jeune rameau enterré de *Vinca minor* et nous avons constaté que les différences déjà signalées entre la feuille aérienne et la feuille souterraine de *Veronica Chamædryas* se retrouvaient ici, à peu de différence près.

En effet, dans la partie aérienne, les cellules épidermiques sont, en face des gros faisceaux, rondes et épaissies, tandis qu'elles sont tabulaires et à parois plus minces dans le reste de l'étendue. Le mésophylle comprend deux assises de tissu palissadique et un tissu lacuneux à lacunes très développées et occupant les deux tiers de l'épaisseur totale de la feuille. Les faisceaux libéroligneux ont la forme d'arc et renferment de nombreux vaisseaux du bois, de forme polygonale, disposées en série radiale. Le péricycle paraît sclérifié et l'endoderme est peu net.

Dans la partie souterraine, les cellules épidermiques sont rondes et ont une paroi externe plus cutinisée à la face inférieure. Les stomates font défaut et le collenchyme a totalement disparu. Le parenchyme n'est plus différencié en un tissu palissadique et un tissu lacuneux : il est constitué par des cellules polygonales avec quelques méats. Les faisceaux libéroligneux, entourés d'un endoderme plus visible que dans la feuille aérienne, ont leurs vaisseaux du bois très réduits en nombre et en dimensions.

En résumé, nous avons, dans la *Vinca minor*, comme différences entre la feuille aérienne et la feuille souterraine :

- 1° Une cutinisation plus nette de l'épiderme inférieur, chez cette dernière.
- 2° La disparition du collenchyme.
- 3° Une structure homogène et moins lacuneuse.
- 4° La réduction du bois.

***Lysimachia Nummularia*.**

Nous avons enterré, le 10 août, des rameaux de *Lysimachia Nummularia* et voici, un mois et demi après, quelles sont les

modifications que nous avons observées dans la structure des jeunes feuilles ainsi développées (Pl. III, fig. 22 et 23).

Les cellules de l'épiderme supérieur qui étaient tabulaires dans la feuille aérienne, sont ici arrondies et ont des parois moins épaisses : au contraire, les cellules de l'épiderme inférieur, qui sont également arrondies, présentent une paroi externe cutinisée. Le parenchyme, au lieu d'être différencié en un tissu palissadique et un tissu lacuneux, est constitué d'une face à l'autre par des cellules rondes séparées par peu de méats.

Le système vasculaire subit une réduction marquée : les faisceaux les plus gros contiennent une dizaine de petits vaisseaux du bois polygonaux, disposés sur deux ou trois séries radiales ; le liber renferme des éléments peu développés.

Ainsi donc, le séjour dans le sol, bien qu'ayant été ici de peu de durée, a suffi cependant pour amener dans la jeune feuille de *Lysimachia Nummularia* les différences suivantes :

- 1° Une cutinisation plus marquée de l'épiderme inférieur.
- 2° Une disparition du tissu palissadique.
- 3° Une structure moins lacuneuse du parenchyme.
- 4° Une réduction des faisceaux libéroligneux.

Saponaria officinalis

Nous avons forcé un rhizome de cette plante à végéter complètement sous le sol, pendant près de deux mois. Au bout de ce laps de temps, les jeunes feuilles ainsi développées sous terre, ont présenté les modifications suivantes dans leur structure.

Les cellules épidermiques sont arrondies à la face supérieure et tabulaires à la face inférieure ; elles présentent des parois épaissies et sont dépourvues de poils ainsi que de stomates. Le parenchyme est devenu homogène : il est uniformément composé de cellules rondes de dimensions plus ou moins considérables et séparées les unes des autres par des méats peu importants. Le collenchyme a disparu. Mais un fait important à noter, c'est l'apparition de matières de réserve dans les cellules du parenchyme.

Les faisceaux libéroligneux sont au nombre de trois : le plus développé est médian ; les deux autres, plus réduits, sont situés à une certaine distance, à droite et à gauche du précédent. Dans chaque faisceau, les vaisseaux libéroligneux sont en nombre peu élevé. Or, si l'on veut bien se reporter à la structure de l'écaille souterraine, on verra que l'anatomie de cette dernière est en tous points identique à celle de la feuille ainsi développée sous terre.

Nous avons, d'autre part, déterré des jeunes rhizomes de *Saponaire* et les avons fait développer à l'obscurité.

Dans ce cas, les cellules épidermiques des feuilles ont des parois beaucoup plus épaisses que dans la feuille souterraine. Le tissu palissadique est considérablement réduit, mais il n'a pas disparu ; ses cellules sont rectangulaires, sans méats, et ont des dimensions beaucoup moindres que dans la feuille aérienne. Le tissu lacuneux renferme également des lacunes moins importantes. *Les matières de réserve font défaut.*

Les faisceaux libéroligneux sont plus nombreux que dans la feuille souterraine, mais le calibre des vaisseaux ligneux est réduit par rapport à celui des vaisseaux ligneux de la feuille aérienne. Il existe également du collenchyme, mais il est diminué d'importance.

Nous aurons l'occasion de revenir plus loin sur ces différences de structure.

Veronica officinalis

La feuille développée sous terre présente ici un épiderme formé de cellules arrondies, de dimensions plus considérables à la face supérieure qu'à la face inférieure et pourvues de cuticule : les stomates y sont rares.

La feuille aérienne a un épiderme peu cutinisé et présentant des stomates abondants aux deux faces.

La feuille souterraine possède au-dessous de l'épiderme supérieur, deux à trois assises de cellules volumineuses, arrondies, avec quelques méats : à mesure qu'on se rapproche de l'épiderme inférieur, les cellules du parenchyme ont des dimensions plus réduites.

La feuille aérienne a son mésophylle différencié en deux assises de tissu palissadique et un tissu lacuneux composé de cellules rondes, de dimensions inférieures à celles de la feuille souterraines et séparées par des lacunes.

Ajoutons que dans la feuille développée sous terre, les faisceaux libéroligneux sont moins nombreux et possèdent des vaisseaux du bois plus réduits comme nombre et comme calibre.

Ainsi donc, dans la feuille de *Veronica officinalis*, le séjour dans le sol a eu pour résultats d'amener une cutinisation plus accentuée de l'épiderme, une diminution du nombre des stomates, une structure du parenchyme plus homogène, une réduction de l'appareil vasculaire (Pl. III. fig. 24 et 25).

Teucrium Scorodonia.

Nous avons recouvert un jeune rhizome de *Teucrium Scorodonia* au moment où son extrémité commençait à sortir du sol. Au bout de deux mois, la partie ainsi enterrée s'était considérablement accrue, comme c'est l'ordinaire pour les tiges souterraines et présentait de distance en distance deux petites feuilles opposées. Or, ces feuilles étaient presque entièrement constituées par un pétiole et leur limbe était considérablement réduit.

Une coupe faite dans ce pétiole, comparée à la coupe du pétiole aérien, nous montre d'abord un aplatissement général de l'organe de haut en bas. Sous terre, le pétiole s'est en quelque sorte élargi dans le sens transversal et les saillies, les deux petites ailes latérales qu'on trouve dans le pétiole aérien ont disparu. Il s'est produit un phénomène analogue à celui déjà observé dans le *Glechoma hederacea*, phénomène qui s'explique par l'influence du sol qui, en exerçant une pression contre le pétiole, l'a obligé à se développer parallèlement à l'axe.

Les cellules épidermiques sont de forme arrondie, ont des parois latérales sinueuses et une paroi externe mince à la face supérieure, tandis qu'à la face inférieure, cette paroi

externe est plus épaissie. Les poils, très nombreux dans le pétiole aérien, font ici complètement défaut.

Le collenchyme, qui était très développé dans les deux assises de cellules situées en dedans de l'épiderme et formait un massif important au niveau des deux angles supérieurs, a disparu.

Il existe, au-dessous de l'épiderme, une première assise de cellules plus ou moins arrondies, appliquées intimement les unes contre les autres : le reste du parenchyme est polygonal, avec quelques petits méats. Les faisceaux libéro-ligneux étaient, on s'en souvient, au nombre de trois dans le pétiole aérien : un médian, en forme d'arc, renfermant un nombre élevé de vaisseaux du bois et du liber en grande abondance et deux faisceaux latéraux moins développés.

Ici, le nombre des faisceaux est de quatre. Les deux plus gros sont situés à droite et à gauche du plan médian de symétrie, mais le bois y est excessivement réduit. Le nombre des vaisseaux ligneux contenus dans le faisceau médian du pétiole aérien est à lui seul supérieur à la somme totale des vaisseaux ligneux de tout le pétiole souterrain. Le liber est également très réduit.

Donc, l'influence du sol a modifié la structure de l'organe et cette modification comporte dans le cas présent :

- 1° La cutinisation plus grande de l'épiderme inférieur.
- 2° La disparition du collenchyme.
- 3° La suppression des poils.
- 4° La réduction du nombre et du calibre des vaisseaux du bois.

(B) DEUXIÈME SÉRIE D'EXPÉRIENCES, AYANT POUR BUT LA TRANSFORMATION D'ÉCAILLES EN FEUILLES.

Lysimachia vulgaris.

La partie souterraine de *Lysimachia vulgaris* est composée de rhizomes pourvus de racines, principalement à leur extré-

mité antérieure, où ils sont épaissis et deviennent ascendants ; le bourgeon qui les termine et qui vient affleurer le sol est revêtu d'écailles triangulaires élégamment imbriquées sur quatre rangs. Nous avons déterré, le 4 juillet, cette partie souterraine et l'avons exposée à l'air et à la lumière. Le 24 août, elle a présenté les dispositions suivantes (Pl. IV, fig. 28).

Les écailles E situées à la base ont gardé, à peu de chose près, leurs dimensions et leur forme primitives ; leur coloration est également restée brun-rougeâtre. Les écailles E' se sont nettement éloignées de l'axe et elles ont orienté leur face supérieure perpendiculairement à celui-ci ; leur coloration est devenue plus verte et leur forme, de triangulaire qu'elle était, s'est montrée plus allongée, plus oblongue. Les écailles E'' enfin, présentent tous les caractères extérieurs de la feuille différenciée. Au sommet du rhizome, le bourgeon s'est épanoui en une rosette de feuilles. A ces différences d'aspect extérieur, correspondent des différences dans la morphologie interne.

On se rappelle que l'écaille souterraine présentait un épiderme composé de cellules arrondies à paroi externe mince à la face supérieure et cutinisée à la face inférieure. L'écaille E a un épiderme possédant des caractères identiques. La structure du parenchyme est la même dans les deux cas ; cependant, les cellules sont séparées par des méats plus développés dans l'écaille E que dans l'écaille souterraine ; mais leurs dimensions sont les mêmes, et dans les deux cas, un grand nombre de ces cellules renferment du tanin (Pl. IV, fig. 29).

L'écaille E' possède un épiderme inférieur cutinisé, mais dont les cellules ont des dimensions sensiblement plus petites que celles de l'épiderme de l'écaille souterraine. La première assise de cellules situées en-dessous de l'épiderme supérieur subit un commencement de différenciation en un tissu palissadique. Le reste du parenchyme comprend quatre rangées de cellules rondes séparées par des méats (Pl. IV, fig. 30).

La structure de l'écaille E'' se rapproche encore davantage de celle de la feuille normale. Les cellules de l'épiderme supérieur tendent à devenir tabulaires ; la couche sous-jacente est nettement palissadique. Au-dessous d'elle, se trouvent

quatre assises de cellules arrondies, séparées par des méats plus développés que dans l'écaille E', mais moins que dans la feuille. Les cellules de l'épiderme inférieur sont dépourvues de cuticule (Pl. IV, fig. 31).

La structure des faisceaux libéroligneux présente des modifications analogues dans le même sens. Nous arrivons ainsi progressivement à la structure de la feuille normale, comprenant un épiderme supérieur à grandes cellules tabulaires et un inférieur à cellules petites et aplaties, un tissu palissadique disposé en une assise et un tissu lacuneux développé.

Nous avons par conséquent obtenu en déterrânt des écailles de *Lysimachia vulgaris* et en les plaçant à l'air et à la lumière, une série de transformations successives de l'écaille à la feuille allant en s'accroissant de l'écaille E de la base à l'écaille E'' du sommet et nous montrant d'une façon très nette l'influence exercée par le milieu sur la structure des différents organes.

Saponaria officinalis

Nous avons déterrâ un rhizome de *Saponaire* et l'avons placé pendant trente jours à l'air et à la lumière. Au bout de ce temps, nous avons observé des faits analogues à ceux que nous avons déjà décrits dans la *Lysimachia vulgaris* (Pl. IV, fig. 27). Les écailles E de la base sont restées brunâtres et se sont desséchées; il en a été de même des écailles E' et E'', bien qu'à un moindre degré. Les écailles E''', au contraire, ont pris une coloration verte, ont orienté leur plan perpendiculairement à l'axe du rhizome et ont présenté la structure suivante :

L'épiderme a conservé les caractères de l'épiderme de l'écaille: il est formé de cellules arrondies et à parois minces; mais ici il possède en plus, aux deux faces, des stomates qui faisaient défaut dans l'écaille. En outre, la différenciation du parenchyme, sans être aussi nette que dans la feuille aérienne, est cependant manifeste. Il existe une assise de tissu en palissade et du tissu lacuneux comprenant quatre à cinq rangées de grosses cellules arrondies: les méats sont moins

accentués que dans la feuille aérienne, mais beaucoup plus que dans l'écaille souterraine. Les faisceaux libéroligneux sont également plus développés que dans la partie ayant végété sous le sol.

L'écaille E^{iv} présente exactement la même structure que la feuille ordinaire.

Nous voyons donc qu'en déterrants les écailles de Saponaire et en les plaçant dans les conditions normales d'air et de lumière dans lesquelles se développent les feuilles, nous avons obtenu une structure identique à celle des feuilles. L'épiderme a acquis des stomates : le parenchyme s'est différencié en un tissu palissadique et un tissu lacuneux très nets ; enfin, l'appareil vasculaire a pris un développement plus considérable.

Teucrium Scorodonia.

Nous avons obtenu les mêmes résultats que précédemment, en plaçant à l'air et à lumière des rhizomes déterrés de cette plante.

On se rappelle que l'écaille souterraine présentait sur la coupe une face supérieure concave en dehors et une face inférieure avec trois saillies, dont la médiane était la plus développée ; le limbe avait une coupe sinueuse. Dans l'écaille transformée en feuille, la face supérieure est plane et la face inférieure présente une série de saillies semblables à celles de la feuille normale ; mais les sillons qui séparent deux saillies voisines ne sont pas aussi accentués.

L'épiderme est ici formé de cellules rondes et de grandes dimensions. Des stomates ont apparu à la face inférieure. L'assise de cellules palissadiques est plus nette et les lacunes du tissu sous-jacent sont plus développées que dans l'écaille.

En somme, les résultats obtenus dans la transformation du *Teucrium* en feuille sont moins nets que ceux obtenus avec la *Lysimachia vulgaris* ou la *Saponaria officinalis* ; mais il n'en est pas moins vrai que l'épiderme inférieur est devenu moins cutinisé et présente des stomates et que la différencia-

tion du parenchyme en un tissu palissadique et un tissu lacuneux s'est accentuée davantage.

Lamium Galeobdolon

Le rhizome possède des écailles disposées de distance en distance par groupe de deux, le long de l'axe ; ces écailles sont oblongues, de coloration brune, et jouent le rôle d'organe protecteur par rapport aux jeunes bourgeons qui naissent à leur aisselle. Nous avons déterré un de ces rhizomes et l'avons placé à l'air et à la lumière. Il présentait l'aspect suivant, au bout d'un mois et demi (Pl. IV, fig. 26).

La première écaille E au-dessus du sol est restée brunâtre et s'est desséchée ; à son aisselle, s'est développé un bourgeon portant deux feuilles à pétiole et limbe normaux. Au-dessus de cette première écaille, on en trouve une deuxième E', qui s'est transformée en feuille ; il faut noter que dans cette feuille le limbe est excessivement réduit par rapport au pétiole. A son aisselle, se trouve un jeune bourgeon avorté. L'écaille E'', située plus haut, présente les mêmes caractères que la précédente ; elle s'est également transformée en une feuille bien caractérisée, mais le bourgeon situé à son aisselle est de plus en plus réduit. Enfin, à la partie supérieure, existent deux feuilles normales. Or, il est à remarquer que ces dernières feuilles sont les homologues, non des feuilles situées à l'aiselle des écailles E, mais bien à ces écailles elles-mêmes. La transformation des écailles en feuilles est ici manifeste.

Dans chacune des écailles modifiées, le limbe est constamment resté très réduit, et le pétiole, au contraire, est prédominant, ce qui confirme les résultats de l'étude anatomique, à savoir que dans le *Lamium Galeobdolon*, l'écaille souterraine est l'homologue du pétiole.

Nous devons dire que la série des coupes successives que nous avons faites dans les divers pétioles des feuilles E, E', E'', E''', E^v, ne nous ont montré aucune différence anatomique.

CONCLUSIONS

Les écailles souterraines sont des parties de la feuille qui se sont modifiées en vue d'une adaptation physiologique. Lorsque la feuille est arrivée à son maximum de différenciation et qu'elle possède gaine, pétiole et limbe, l'écaille correspond à la gaine ; lorsque la feuille est pétiolée, l'écaille correspond au pétiole, et lorsque ce pétiole est lui-même engainant à la base, c'est à la partie engainante que l'écaille correspond ; enfin, lorsque la feuille est sessile, l'écaille est l'homologue du limbe. On voit donc que l'écaille souterraine est l'homologue de la partie de la feuille aérienne qui est située le plus près de l'axe.

Il faut remarquer en outre que, quelle que soit la fonction que l'écaille est destinée à remplir, qu'elle joue un rôle de réserve comme dans les bulbes de Monocotylédones ou un rôle de protection comme dans les rhizomes de la plupart des Dicotylédones, sa structure générale reste la même. A une diversité physiologique correspond donc un même type de structure anatomique. Dans tous les cas, en effet, c'est l'influence du milieu souterrain qui prédomine et qui provoque dans la morphologie interne des modifications que nous allons passer successivement en revue.

I. *Forme extérieure. Épiderme.* — Les saillies que l'on rencontre dans les diverses parties de la feuille aérienne, gaine, pétiole ou limbe, tendent à disparaître dans les parties souterraines. Les angles s'émoussent en général et les sillons séparant deux éminences voisines sont moins profonds. La feuille de *Glyceria*, par exemple, présente à la face supérieure une succession de petits prolongements triangulaires, à sommet externe, donnant à l'ensemble la forme d'une ligne

brisée : ces saillies ont complètement disparu dans l'écaille. Le *Bambusa* montre, sur une coupe faite à la base du limbe, une face supérieure présentant une suite d'éminences en dos d'âne, qui font défaut dans la feuille souterraine. Les côtes très saillantes qu'on observe sur la section d'un pétiole d'*Arum* manquent également dans l'écaille, qui a une surface plus unie. De même, l'écaille souterraine de *Polygonatum* n'offre plus les saillies que l'on observe à la face inférieure du limbe aérien.

M. Costantin avait fait remarquer que la tige aérienne de *Glechoma hederacea* est carrée et que la tige souterraine, irrégulière, a la forme d'un trapèze. On a vu les différences entre les pétioles aérien et souterrain chez la même plante. Nous n'insisterons pas. Le séjour sous le sol a donc pour effet de régulariser, d'aplanir, en quelque sorte, la surface des organes qui s'y développent.

L'écaille a généralement sur la coupe une forme en croissant (*Heracleum*, *Dicentra*, *Iris*, *Stachys*, *Lamium*, *Echinops*, etc.) ou une forme triangulaire (*Corydalis*, *Lysimachia vulgaris*, etc.). Ceci correspond à la disposition des écailles qui, lorsqu'elles jouent un rôle nourricier, sont imbriquées les unes contre les autres, et lorsqu'elles jouent un rôle protecteur, sont appliquées intimement contre l'axe, de façon à recouvrir le jeune rameau qui se développe à leur aisselle.

L'épaisseur de l'écaille est généralement supérieure à celle de la feuille, chez les Monocotylédones. En effet, son rôle principal étant ici un rôle de réserve alimentaire, on conçoit que son parenchyme soit plus développé ; chez la plupart des Dicotylédones où l'écaille joue un rôle protecteur, son épaisseur n'est pas sensiblement plus grande que celle de la feuille.

M. Hohnfeld (1) dans son travail sur la présence et la répartition des stomates sur les parties souterraines des plantes, était arrivé aux conclusions suivantes :

1° Il y a plus de stomates en général sur les tiges aériennes que sur les tiges souterraines ; les stomates peuvent même

(1) Ueber das Vorkommen und die Vertheilung der Spaltöffnungen auf unterirdischen Pflanzentheilen. (Dissert. inaug. Koenigsberg, 1880).

manquer dans ces dernières (*Asarum europæum*, *Senecio sarracenicus*, *Campanula glomerata*, etc.)

2° Il y a des stomates sur les bractées écailleuses souterraines, mais en général moins à surface égale que sur les feuilles aériennes.

3° Il y a souvent plus de stomates à la face supérieure qu'à la face inférieure des écailles souterraines.

Nos recherches confirment entièrement les résultats auxquels était arrivé M. Hohnfeld. Les stomates qui sont abondants, par exemple, dans les feuilles de *Canna indica*, *Dicentra formosa*, dans les écailles aériennes de *Tussilago Farfara*, *Asparagus officinalis*, manquent totalement dans les parties souterraines. Le limbe d'*Iris* possède des stomates aux deux faces ; l'écaille souterraine n'en a plus qu'à la face supérieure.

D'ailleurs, lorsque les stomates existent dans les parties développées sous le sol, ils sont toujours moins nombreux que dans les parties aériennes.

Il en est de même des poils. Ces organes disparaissent dans les parties souterraines, ou du moins leur nombre est diminué et leur développement est moindre ; ils sont formés de moins d'articles et leur extrémité semble écrasée. Les écailles souterraines de *Rheum*, *Helianthus*, *Lamium*, *Hyacinthus*, etc., ne possèdent pas de poils, alors que les feuilles en sont abondamment pourvues.

La feuille aérienne possède un épiderme généralement plus épais à la face supérieure qu'à la face inférieure. Au contraire, dans l'écaille souterraine, l'épiderme supérieur est formé de cellules à parois très minces. L'épiderme inférieur a des cellules plus petites, de forme tabulaire (*Rheum*, *Arum*, *Saponaria*), ou allongées perpendiculairement à la surface (*Glyceria*, *Heracleum*, *Bocconia*, *Helianthus*), mais beaucoup plus épaissies. Cet épiderme inférieur est pourvu d'une cuticule dans la majorité des cas (*Smilax*, *Hieracium*, *Tradescantia*), et le développement de cette cuticule devient très grand dans certains cas comme dans le *Lamium Galeobdolon*. Dans quelques écailles (*Lilium*, *Ornithogalum*, *Colchicum*), l'épiderme inférieur est à parois minces, comme l'épiderme supérieur ; mais il faut remarquer que les coupes ont été

faites dans des écailles très jeunes, situées au centre même des bulbes, et par conséquent protégées par les écailles plus âgées situées en dehors. Dans les feuilles que nous avons fait développer sous terre, nous avons également obtenu la formation d'une cuticule du côté de l'épiderme inférieur.

On voit donc que le séjour dans le sol a eu pour effet d'augmenter dans l'écaille l'épaisseur de l'épiderme inférieur ou externe. Ce phénomène s'explique naturellement par le rôle de protection qui est dévolu à cet épiderme ; aussi, conçoit-on très bien que dans le cas cité précédemment, où la jeune écaille est protégée elle-même par d'autres écailles plus anciennes, cet épiderme externe reste mince. M. Costantin avait également signalé l'importance que prenaient les tissus de protection (épiderme subérifié, couche subéreuse), dans les tiges qui se sont développées sous le sol.

Collenchyme. — D'une façon générale, le collenchyme disparaît ou du moins diminue en très notables proportions, dans les écailles souterraines. M. Costantin, dans son étude comparée des tiges aériennes et souterraines des Dicotylédones, avait constaté que dans les tiges développées sous le sol, ce tissu était en moins grande abondance que dans les tiges développées à l'air et à la lumière. Les conclusions sont donc identiques.

On n'est pas d'accord, à l'heure actuelle, sur le rôle qui est dévolu au collenchyme. M. Falkenberg et M. Schwendener en font un intermédiaire entre le tissu fondamental et le tissu mécanique, c'est-à-dire, comme formant un tissu de soutien peu développé. Selon M. Giltay, cette cuirasse que le tissu collenchymateux forme autour de la tige, n'aurait pas seulement un rôle de soutien : elle serait aussi destinée à modérer la transpiration, car cette enveloppe est interrompue en un certain nombre de points où les cellules gardent la minceur de leurs parois et par lesquels s'établit la communication entre les stomates et le tissu chlorophyllien interne. Or, nous avons déjà vu, en traitant de l'épiderme des écailles souterraines, que les stomates disparaissaient très fréquemment ou du moins que leur nombre était diminué. Il est donc évident

que la transpiration s'effectue plus difficilement dans les parties souterraines et par suite, si le collenchyme joue le rôle que lui attribue M. Giltay, il doit diminuer d'importance et même disparaître dans les écailles où la transpiration n'a nullement besoin d'être modérée. Si, au contraire, selon M. Schwendener, le collenchyme remplit surtout le rôle de soutien, il doit également disparaître dans l'écaille, organe se développant sous terre et n'ayant pas par suite besoin d'être soutenu.

Quel que soit donc le rôle qu'on veuille attribuer au collenchyme, ce tissu doit être de beaucoup moins important dans l'écaille souterraine que dans la feuille aérienne. C'est, en effet, ce que nous avons observé. Le collenchyme manque, par exemple, totalement dans l'écaille d'*Arum italicum*, alors qu'il existe en très grande abondance, dans la gaine, le pétiole et le limbe. Dans l'écaille d'*Helianthus annuus*, ce tissu fait défaut alors qu'il est important en face des nervures principales du limbe, et, dans le pétiole, au niveau des deux petites ailes perpendiculaires à la face supérieure. On se rappelle le développement de ce tissu dans le pétiole d'*Heracleum* et sa réduction dans l'écaille.

Les expériences nous ont d'ailleurs fourni des résultats analogues. Le pétiole aérien de *Glechoma* possède au-dessous de son épiderme deux assises de cellules à parois fortement collenchymateuses. Les deux ailes sont même exclusivement constituées par ce tissu. Dans le pétiole souterrain, les deux assises situées en dedans de l'épiderme n'ont plus de collenchyme. Une semblable réduction s'observe dans les feuilles souterraines de *Trifolium repens*, *Vinca minor*, *Teucrium Scrodonia*, etc.

Les rhizomes que nous avons déterrés et placés à l'air et à l'obscurité ont donné naissance à des feuilles étiolées, dans lesquelles le collenchyme existe : il est cependant moins abondant que dans les feuilles développées à la lumière.

M. Costantin, ayant fait germer des tubercules de pommes de terre à l'obscurité, a remarqué que le collenchyme existait dans le parenchyme cortical de la tige aérienne étiolée, mais en moins grande abondance que dans la tige développée à la

lumière. « L'existence du collenchyme, dit il, dans la tige développée à l'obscurité, semble justifier plutôt l'opinion de M. Giltay que celle de M. Schwendener, au sujet du rôle que joue ce tissu. La tige de *Solanum* était rampante ; le collenchyme n'était donc pas un appareil de soutien, et, comme la transpiration est encore active à l'obscurité, le rôle de modérateur de la transpiration peut être admis pour ce tissu ; de plus, à la lumière une plante transpire plus qu'à l'obscurité ; l'appareil modérateur de la transpiration n'a donc pas besoin d'être aussi puissant dans ce dernier cas. »

Cependant, sans nier le rôle de modérateur de la transpiration que M. Giltay attribue au collenchyme, nous devons faire remarquer que les jeunes feuilles étiolées possèdent ce tissu et qu'elles ont besoin d'un appareil de soutien. Les écailles, développées sous terre, n'en possèdent pas. Nous nous bornerons simplement à constater que le collenchyme abondant dans la feuille exposée à la lumière et réduit dans la feuille exposée à l'obscurité, disparaît dans la feuille souterraine, sans préjuger en rien du rôle que peut remplir ce tissu.

Tissu palissadique. -- Le développement du parenchyme palissadique dans la feuille normale paraît due à l'influence de la lumière. Presque tous les savants qui ont traité cette question sont arrivés à ce résultat.

M. Stahl (1) a montré en 1880 que dans l'*Oxalis acetosella* croissant à l'ombre, les feuilles ne présentaient que du tissu lacuneux, tandis que les plantes qui vivent dans les endroits très éclairés, telles que le *Pseucedanum Cerraria*, possèdent des feuilles dont le parenchyme en palissade est extrêmement développé. Il a fait à peu près les mêmes remarques pour les feuilles de *Fagus silvatica*.

M. Haberlandt (2), dans son étude de l'appareil assimilateur des plantes, ne pense pas que la lumière influe sur la

(1) Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf structur und Anordnung des Assimilations parenchym. (Bot. Zeit., XXXVIII, 1880, n° 51, p. 868).

(2) Vergleichende Anatomie des Assimilatorischen Gervebesystems (Pringsh. Jahrb., vol. XIII, 1881).

structure du tissu palissadique : mais il admet son action sur sa disposition à la périphérie des organes éclairés.

M. Pick (1), en éclairant d'une façon intense la face inférieure d'un Colchique, a obtenu sur ce côté de la feuille, du parenchyme en palissade, tandis que le tissu de la face supérieure, moins éclairée, présentait les caractères d'un tissu lacuneux. Il a également constaté la présence du tissu palissadique, sur le côté le plus éclairé des tiges qui ne présentent que de rares feuilles.

M. Leclerc du Sablon a montré que la structure d'une feuille d'*Eucalyptus globulus* verticale, par conséquent également éclairée sur ses deux faces, était symétrique, tandis que la face supérieure seule présentait du tissu palissadique, lorsque la feuille était horizontale.

M. Dufour, dans son travail sur l'influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles, dit que la lumière produit un développement bien plus grand du tissu palissadique et un allongement plus considérable de ses cellules.

Il résulte de tout ceci que, si le développement du tissu palissadique est bien dû réellement à l'influence de la lumière, ce tissu doit faire totalement défaut dans l'écaille souterraine, et c'est, en effet, ce qui a lieu dans la grande majorité des cas. Au lieu d'avoir son parenchyme différencié en un tissu palissadique et un tissu lacuneux, l'écaille possède un parenchyme homogène d'un épiderme à l'autre. Nous sommes arrivés dans nos expériences à des résultats identiques. Les rhizomes de *Saponaria*, *Lysimachia*, *Teucrium*, etc., que nous avons déterrés et placés à la lumière, ont donné naissance non à des écailles, mais bien à des feuilles dont le parenchyme était nettement différencié. Inversement, on a vu qu'en enterrant de jeunes rameaux de *Veronica Chamædrys*, *Vinca minor*, *Trifolium repens*, etc., nous avons constaté dans les feuilles ainsi formées et développées sous le sol, une disparition totale du tissu palissadique dans quelques cas, mais souvent aussi une diminution de ce même tissu. Dans la *Veronica officinalis*, la feuille aérienne possède deux assises de tissu palissadique ;

(1) Ueber den Einfluss der Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes (Bot. Centralblatt, vol. XI, 1882, n° 37 et 38).

dans la feuille développée sous le sol, ces deux assises ont complètement disparu. Dans le *Glechoma hederacea*, la feuille développée à la lumière possède une assise de tissu en palissade ; dans la feuille souterraine, la même assise existe. Les cellules sont de dimensions réduites, il est vrai : elles ont une forme plus polygonale, elles sont plus intimement appliquées les unes contre les autres ; mais elles existent cependant. Pourquoi la feuille souterraine de *Glechoma* n'a-t-elle pas perdu son tissu palissadique, puisque le développement de ce tissu est dû à l'influence de la lumière ? Je pense qu'il faut faire intervenir ici la question de l'hérédité.

M. Gaston Bonnier, dans ses recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin, a montré que certaines plantes se transformaient très rapidement, selon le milieu dans lequel elles végétaient. Un même pied de *Teucrium Scorodonia*, par exemple, cultivé d'abord en plaine, transporté ensuite au col d'Aspin pendant quatre ans, a subi des modifications de forme et de structure très-notables qu'il a reperdues plus tard, en trois ans, lorsqu'on l'a replanté de nouveau en plaine. Pendant ce temps, les cultures croisées en sens inverse ont donné le même résultat. Le *Teucrium Scorodonia* a, par conséquent, modifié sa forme extérieure et sa structure interne selon le milieu de plaine ou de hautes altitudes.

« Au contraire, le *Thymus Serpyllum*, dit M. Bonnier, est remarquable par le peu de modifications qu'on observe naturellement aux altitudes les plus diverses, de la morphologie extérieure. Il en a été de même pour les cultures faites à Pierrefonds, au jardin de l'École Normale, au pic d'Arbizon et à l'Aiguille de la Tour. Les échantillons des cultures supérieures sont, en moyenne, à peine plus petits, leurs feuilles sont aussi grandes et la couleur des fleurs n'est guère plus intense.

De même, un pied de *Potentilla argentea* a été divisé en deux parts ; ces deux parts ont été cultivées sur le même sol, la première au jardin de l'École Normale, la deuxième au jardin de culture de Chamonix.

La structure de la tige dans ces deux régions, aussi com-

parable que possible, n'est pas très-différente dans les deux cas. Dans la feuille, le tissu en palissade très différencié dans l'échantillon de plaine, l'est un peu plus dans celui des montagnes. »

Ainsi donc, voici deux plantes, le *Thymus Serpyllum* et le *Potentilla argentea* qui, placées dans les mêmes conditions que le *Teucrium Scorodonia*, n'ont présenté que des modifications peu importantes. Il en a été de même dans nos expériences. La feuille de *Veronica officinalis* développée sous terre a perdu son tissu en palissade; celle de *Glechoma hederacea* l'a conservé. Dans le premier cas, l'influence du milieu a été plus considérable que l'influence de l'hérédité. Dans le second cas, c'est l'inverse qui s'est produit.

Il faut donc admettre que certaines plantes possèdent des caractères plus fixes que d'autres, probablement parce que ces caractères leur ont été légués par une série plus grande de générations. Dans l'exemple emprunté à M. Bonnier, le *Thymus Serpyllum* et le *Potentilla argentea* se sont fort peu modifiés sous les divers changements d'altitude, alors que le *Teucrium* s'est transformé rapidement, parce que, dans le premier cas, les caractères avaient été transmis par un nombre plus élevé d'ascendants que dans le deuxième, et c'est pour la même raison que la différenciation du mésophylle en un tissu palissadique et un tissu lacuneux est, en quelque sorte, plus profondément enracinée dans le *Glechoma* que dans la *Vinca minor*.

Mais il y a plus. Prenons, par exemple, la *Lysimachia vulgaris*.

La feuille aérienne a un tissu palissadique très net. L'écaille a, comme on l'a vu, un parenchyme uniformément homogène avec cellules arrondies, séparées par des méats. Le développement de l'écaille s'effectuant sous le sol, c'est-à-dire à l'abri de la lumière, le tissu palissadique manque. Or, nous avons fait des coupes dans de très jeunes feuilles atteignant à peine quelques millimètres de longueur et situées au centre même du bourgeon terminal du rhizome : ces jeunes feuilles, ainsi que les écailles qui les protègent, n'avaient pas encore subi l'influence de la lumière, l'extré-

mité du bourgeon se trouvant à quatre ou cinq centimètres au-dessous de la surface du sol. *Ces feuilles ont du tissu palissadique.*

Si l'on n'admet ici l'influence de l'hérédité, comment expliquer que l'écaille et la jeune feuille étant placées toutes les deux dans des conditions identiques, la première n'ait pas de tissu en palissade et que la seconde en possède ? (1).

Nous arrivons donc à cette conclusion, que la lumière accentue sans nul doute le caractère palissadique, mais que c'est l'hérédité qui joue le principal rôle dans la formation de ce tissu. « La lumière manifeste surtout son action, dit M. Pick, en orientant seulement les cellules palissadiques. »

Le parenchyme de l'écaille est donc homogène et ne présente pas de différenciation en un tissu palissadique et un tissu lacuneux. Les cellules qui le composent sont parfois arrondies et séparées par des méats (*Helleborus*, *Smilax*, *Helianthus*) ; mais jamais les méats ne prennent un aussi grand développement que dans les parties aériennes. Ceci est particulièrement manifeste dans certaines plantes, telles que l'*Arum italicum* en particulier, où les énormes lacunes qui existent dans le pétiole ont disparu dans l'écaille souterraine. Il est à remarquer dans ce cas, qu'il arrive fréquemment que les dimensions des cellules vont en diminuant, de l'épiderme supérieur à l'épiderme inférieur (*Rheum*, *Helleborus*, *Valeriana*). D'autres fois, les cellules du parenchyme sont sinueuses (*Dicentra*,

(1) M. Costantin, dans son étude sur les feuilles des plantes aquatiques, a fait une constatation analogue.

« Quand on examine, dit-il, les feuilles de Nymphéacées, alors qu'elles sont encore enfermées dans le bourgeon, on constate que leur épiderme supérieur présente déjà un nombre extrêmement considérable de stomates : ils se sont formés indépendamment de l'action du milieu aquatique, parce que la feuille est enroulée de manière que l'épiderme supérieur soit protégé, et parce qu'elle est enfermée dans le bourgeon.

» L'exemple précédent est loin d'être isolé : j'ai pu faire la même remarque sur les feuilles en flèche de la Sagittaire, sur les feuilles nageantes du *Limncharis Humboldtii*, du *Potamogeton natans*, etc. Dans ces deux dernières espèces, avant l'arrivée de la feuille à l'air, non seulement il existe des stomates sur toute la face supérieure, mais l'épiderme inférieur présente déjà ceux qui ont été signalés plus haut. *Les stomates qui apparaissent dans ces cas se forment indépendamment de l'action du milieu.* »

Bocconia, *Corydalis*), et les méats qui les séparent sont petits et triangulaires.

Mais le plus souvent, les cellules sont polygonales et sont intimement unies entre elles, sans méats (*Hyacinthus*, *Lilium*, *Bambusa*, *Echinops*).

Nous avons également obtenu, en faisant développer des feuilles sous terre, une disparition ou du moins une diminution notable des lacunes et des méats (*Glechoma*, *Trifolium*, *Vinca*, *Lysimachia*, etc.).

Ainsi donc, le parenchyme des écailles souterraines présente deux caractères ; il est plus homogène et moins lacuneux que le parenchyme foliaire.

Appareil vasculaire. — Dans l'écaille comme dans la feuille, la nervure est formée de l'appareil conducteur et de l'appareil de soutien ; l'appareil conducteur se compose des vaisseaux du bois et des tubes criblés du liber : leur réunion constitue le faisceau libéroligneux. Si nous considérons une écaille souterraine de *Smilax*, *Glyceria*, *Tradescantia*, *Echinops*, etc., et si nous faisons une coupe à travers sa nervure médiane, nous voyons que le bois est constitué par un certain nombre de vaisseaux disposés sans ordre et situé dans un parenchyme formé par des cellules à parois minces, peu réfringentes, et qui n'est autre que le parenchyme primitif.

En face se voit le liber, reconnaissable à ses éléments plus petits et plus réfringents que les cellules du parenchyme environnant. Entre le bois et le liber, on trouve encore du parenchyme primitif, mais pas la moindre trace de couche génératrice qui indique des formations secondaires.

Donc, il existe des écailles souterraines sans formations secondaires d'aucune sorte ; c'est d'ailleurs le cas le plus général.

Mais on peut rencontrer également des écailles possédant des formations secondaires très distinctes. Ainsi, examinons la nervure médiane de l'écaille de *Saponaria officinalis*. Comme dans le cas précédent, le faisceau libéroligneux comprend du bois et du liber ; mais entre les deux, on remarque en outre une couche génératrice peu développée à la vérité,

mais facilement reconnaissable à la disposition de ses cellules.

Dans la Saponaire, la couche génératrice est continue entre le bois et le liber ; mais il arrive assez fréquemment qu'elle se trouve interrompue par places. Alors, les vaisseaux sont entremêlés de cellules qui maintiennent les files écartées les unes des autres et le liber forme aussi des faisceaux qui tranchent par leur réfringence avec le reste du parenchyme.

Les écailles qui présentent des formations secondaires n'en ont pas sur toute la longueur des nervures principales. Le plus souvent, elles disparaissent à une certaine distance du sommet ou des bords du limbe : à ces endroits, les nervures se réduisent à un très petit nombre de vaisseaux courts et renflés.

Donc on peut rencontrer des écailles souterraines avec un commencement de formations secondaires.

Si nous passons à l'étude des éléments des faisceaux, nous remarquons d'autres différences. Le nombre des vaisseaux du bois est très sensiblement plus élevé dans la feuille que dans l'écaille. Nous avons observé la diminution du nombre des vaisseaux ligneux dans toutes les écailles que nous avons étudiées : la lignification des éléments est également moins avancée que dans la feuille. Quant à la forme même des vaisseaux, elle est généralement plus arrondie dans la feuille, plus polygonale dans l'écaille. Comme nous l'avons fait déjà remarquer au sujet de *l'Ornithogalum umbellatum*, cette différence est en rapport avec la différence de forme qui existe entre les cellules du parenchyme.

Les éléments du liber sont non seulement plus nombreux et plus petits, mais encore ils possèdent des parois plus épaisses dans la feuille que dans l'écaille : les unes et les autres ont cette réfringence qui les caractérise.

Ainsi donc, dans chaque faisceau libéroligneux, le nombre des vaisseaux du bois et des éléments libériens est très diminué dans l'écaille souterraine : si l'on ajoute que dans le même organe, le nombre total des faisceaux est la plupart du temps moins élevé qu'il ne l'est dans la feuille, on comprendra l'importante réduction que subit dans l'écaille souterraine l'appareil vasculaire.

Comme appareil de soutien des faisceaux libéroligneux, on entend ordinairement l'ensemble des éléments collenchymateux ou ligneux qui l'entourent, totalement ou en partie ; on y joint aussi les cellules ou les fibres ligneuses qui, dans certains cas, entrent dans la constitution des faisceaux du bois ou du liber. L'appareil de soutien de l'écaille est généralement nul ou très réduit.

Il peut faire défaut à la fois dans l'écaille et dans la feuille. Dans d'autres cas, il manque dans la première et existe dans la seconde. Les écailles souterraines de *Typha*, *Tussilago*, *Nuphar*, *Crocus*, ne possèdent pas d'appareil de soutien autour de leurs faisceaux libéroligneux : les feuilles aériennes, au contraire, ont un arc ou même un anneau complet de sclérenchyme autour des faisceaux. Dans d'autres cas enfin, les faisceaux de l'écaille peuvent être entourés d'un anneau de sclérenchyme (*Smilax*, *Bambusa*, etc.), mais il n'atteint jamais le développement qu'il a dans la feuille.

En résumé, nous voyons que l'appareil de soutien des faisceaux libéroligneux manque très souvent dans l'écaille et que, lorsqu'il existe, il est ordinairement très-peu développé.

Dans un grand nombre de cas, le parenchyme foliaire lui-même peut avoir aussi un tissu de soutien. Ce tissu consiste : soit en des cellules isolées, les unes simples, exactement en forme de clou dont la tête grande et élargie est appliquée contre l'épiderme supérieur et dont la pointe effilée s'enfonce dans les méats des premières cellules du tissu lacuneux, les autres rameuses, d'où partent dans tous les sens des branches de soutien s'engageant dans les intervalles des cellules : soit par des paquets de fibres sclérifiées généralement situés du côté de l'épiderme inférieur. Les cellules isolées simples ou rameuses manquent dans l'écaille ; quant aux îlots de fibres sclérifiées, ou bien ils font défaut ou bien leur développement est considérablement réduit.

Tissu sécréteur. — Au point de vue de la disposition de ce tissu, nous avons observé les plus grandes variétés. Dans l'*Heracleum*, par exemple, les canaux sécréteurs sont très abondants dans le pétiole et manquent dans l'écaille. Dans

l'*Helianthus*, les canaux sécréteurs sont également moins développés que dans le limbe. Dans l'écaille aérienne de *Tussilago Farfara*, il existe en face du liber du faisceau médian, un canal sécréteur, bordé de 7 à 8 cellules aplaties tangentiellement à la lumière, tandis que dans l'écaille souterraine, le nombre de ces cellules n'est plus que de 4. Dans l'écaille aérienne de la même plante, un certain nombre de cellules libériennes paraissent être sécrétrices : dans l'écaille souterraine, ces cellules sont moins abondantes. Ainsi donc, dans certains cas, les canaux sécréteurs font défaut ou sont réduits dans l'organe développé sous le sol.

Inversement, ils peuvent être plus développés dans l'écaille que dans la feuille. Il existe à l'extrémité de l'écaille de *Lysimachia vulgaris* un canal sécréteur très-développé, tandis que dans la feuille aérienne ce même canal est très réduit.

La même diversité existe quant aux parties sécrétrices. La feuille de *Lysimachia Nummularia* en possède en abondance au-dessous de l'épiderme supérieur, alors que l'écaille en est dépourvue. Par contre, l'écaille de *Narcissus odoratus* en a et la feuille n'en possède pas.

On voit donc que le tissu sécréteur ne présente rien de caractéristique et qu'il peut être, selon le cas, tantôt plus développé, tantôt plus réduit dans l'écaille que dans la feuille.

Matières de réserve. — Les matières de réserve existent en abondance dans un grand nombre d'écailles souterraines. Les écailles nourricières des Monocotylédones, principalement celles situées au centre des bulbes, en renferment une notable proportion, les matières sont surtout accumulées dans les premières assises du parenchyme en contact avec l'épiderme inférieur (*Hyacinthus*, *Ornithogalum*, etc.). Dans l'écaille du *Lilium*, toutes les cellules du parenchyme sans distinction sont remplies de réserves.

Parmi les écailles protectrices des Dicotylédones, un grand nombre d'entre elles en renferment également, mais dans beaucoup d'autres cas elles font défaut.

On a vu qu'en faisant développer sous le sol des rameaux de Saponaire, par exemple, nous avons ainsi obtenu la production de matières de réserve, tandis que ces matières manquaient complètement dans la feuille développée à la lumière, ainsi que dans les écailles que nous avons deterrées et que nous avons placées à l'air et à l'obscurité. L'influence du milieu souterrain est donc ici manifeste (1).

Il y a également un autre point qui mérite d'attirer l'attention. Il faut remarquer que dans l'ensemble des caractères que présente l'écaille souterraine, un certain nombre d'entre eux appartient également à la feuille très jeune, non encore différenciée, de sorte que l'on pourrait objecter que l'écaille représente seulement une feuille n'étant pas encore arrivée à son parfait développement.

Si l'on ne considère que le *Colchicum autumnale*, par exemple, on remarque dans l'écaille une réduction très notable des vaisseaux ligneux et des éléments libériens, un développement moins accentué du tissu palissadique et une structure du parenchyme beaucoup moins lacuneuse que dans la feuille adulte. Or, la jeune feuille présente des caractères identiques à ceux de l'écaille.

De même, dans le *Typha latifolia*, l'écaille et la feuille jeune possèdent des épidermes peu cutinisés, un appareil vasculaire non lignifié, un sclérenchyme très réduit et un tissu lacuneux peu développé. Le tissu palissadique, qui comprend trois assises de cellules en dessous de chaque épiderme dans la feuille adulte, fait ici défaut.

Ainsi donc, dans certains cas, l'écaille souterraine ne se différencie en rien de l'état jeune de la feuille ; mais dans d'autres cas, de beaucoup les plus nombreux, à ces caractères d'arrêt de développement viennent s'ajouter d'autres caractères acquis par l'écaille sous l'influence du milieu souterrain, et que la jeune feuille n'a jamais eus à aucun moment.

(1) Il n'entre pas dans le cadre de notre travail de nous occuper de la composition chimique des réserves. On trouvera sur le sujet les renseignements nécessaires dans une série d'articles publiés par M. Leclerc du Sablon, sur les réserves des bulbes et des tubercules (Revue Générale de Botanique, t. X, octobre 1898).

Voici un tableau représentant les différences anatomiques qui existent entre les feuilles de *Saponaria officinalis* développées à la lumière, à l'obscurité et sous terre.

A LA LUMIÈRE	A L'OBSCURITÉ	SOUS TERRE
1) Cellules épidermiques à parois minces.	1) Cellules épidermiques à parois minces.	1) Cellules épidermiques à parois épaissies.
2) Stomates nombreux.	2) Stomates moins nombreux.	2) Pas de stomates.
3) Tissu palissadique très développé.	3) Tissu palissadique réduit.	3) Pas de tissu palissadique.
4) Tissu lacuneux développé.	4) Tissu lacuneux réduit.	4) Tissu lacuneux plus réduit encore.
5) Collenchyme en regard des gros faisceaux.	5) Collenchyme diminué.	5) Pas de collenchyme.
6) Faisceaux libéroligneux nombreux et à bois développé.	6) Faisceaux libéroligneux nombreux à vaisseaux ligneux diminués de calibre.	6) Faisceaux libéroligneux réduits en nombre et en dimensions.
7) Pas de matières de réserve.	7) Pas de matières de réserve.	7) Des matières de réserve.

Or, la feuille jeune de la même plante possède des caractères très analogues à ceux de la feuille développée à l'obscurité : il existe, au contraire, dans la feuille ayant végété dans le sol des caractères surajoutés qu'en aucune période de son développement la feuille normale n'a présentés. Les cellules épidermiques, par exemple, ont des parois minces dans les feuilles jeunes encore et dans les feuilles adultes à la lumière et à l'obscurité. Sous terre, elles ont acquis des parois beaucoup plus épaisses : il est bien manifeste ici que cet épaississement de l'épiderme a eu lieu en vue d'une adaptation physiologique et que c'est un caractère particulier que la feuille souterraine a acquis sous l'influence du milieu.

De même, les matières de réserve n'existent à aucun stade du développement de la feuille normale ou étiolée, tandis qu'elles existent en abondance dans la feuille souterraine.

Il y a par conséquent dans cette dernière des caractères négatifs produits par un arrêt de développement que l'on retrouve également dans la feuille jeune (diminution du

nombre et des dimensions des faisceaux libéroligneux, réduction du tissu palissadique et du tissu lacuneux, importance moins grande du collenchyme): encore faut-il remarquer que ces caractères sont plus accentués dans la feuille souterraine que dans la feuille jeune. L'épaississement des cellules épidermiques, la production de matières de réserve sont des caractères positifs qui appartiennent en propre à la feuille souterraine.

Considérons une feuille de *Mentha aquatica* s'étant développée sous terre. Elle présente, comme différences avec la feuille aérienne, une disparition du tissu palissadique, une diminution du nombre des méats intercellulaires, une réduction de l'appareil vasculaire. Ce sont là des caractères que nous retrouvons dans l'état jeune de l'organe. Mais il y a en plus, une cutinisation beaucoup plus marquée de l'épiderme inférieur et le parenchyme présente en outre un nombre d'assises cellulaires bien plus élevé. En outre, immédiatement en contact avec l'épiderme inférieur, se trouve une rangée de cellules intimement unies entre elles qui fait défaut dans la feuille aérienne. Il est bien manifeste ici qu'en aucun stade de son développement, la feuille de *Mentha aquatica* n'a présenté ces derniers caractères et que c'est sous l'influence du milieu que la feuille souterraine les a acquis.

Que l'on compare la feuille aérienne et l'écaille souterraine d'*Helleborus odorus*, on constatera également que dans cette dernière, le parenchyme présente une épaisseur près du double que dans la première, que son épiderme inférieur est plus cutinisé et qu'en dedans de lui se trouve une assise de cellules identique à celle déjà signalée dans la *Mentha aquatica*. Il est probable que cette assise formée de cellules étroitement appliquées les unes contre les autres et allongées perpendiculairement à la surface, est destinée à augmenter la protection des tissus situés à l'intérieur, protection assurée déjà par la présence d'un épiderme inférieur très cutinisé.

On ne peut également admettre que l'écaille de *Lilium candidum*, dont le parenchyme est composé uniformément de très grandes cellules polygonales, représente seulement un stade jeune de la feuille. S'il en était ainsi, comment expliquer

que les cellules du mésophylle de la feuille adulte soient très sensiblement inférieures en dimensions à celles de l'écaille ?

Comme il était facile de le prévoir, l'appareil de soutien si nécessaire au limbe de certaines feuilles, n'a dans l'écaille qu'une importance tout à fait minime : c'est ce qui explique pourquoi cet appareil fait défaut ou n'est représenté que d'une façon rudimentaire.

On comprend également pourquoi le parenchyme palissadique est plus considérable dans la feuille normale dont les éléments sont appropriés à recevoir l'action de la lumière.

L'appareil conducteur de l'écaille doit être construit aussi plus simplement en raison de son peu d'importance.

Les cellules de l'épiderme inférieur ou externe, plus exposées que toutes les autres, acquièrent des parois plus épaisses que celles des cellules similaires de la feuille aérienne : de même, la transpiration s'effectuant plus difficilement dans les parties souterraines, le nombre des stomates diminue.

De plus, l'écaille souterraine possède un parenchyme plus développé et des matières nutritives en plus grande abondance que la feuille aérienne, ce qui lui permet de remplir le rôle de réserve alimentaire.

Mais nous avons montré que les écailles souterraines peuvent en outre acquérir un certain nombre de caractères spéciaux qui ne pouvaient être prévus *a priori*. C'est ainsi que l'anatomie comparée des feuilles aériennes et souterraines montre qu'il y a plus de différenciation dans l'écaille souterraine que dans la feuille développée à l'obscurité dans l'air : cette dernière ne présente guère que des caractères d'arrêt de développement.

L'écaille souterraine ne représente pas davantage un état jeune de la feuille développée à la lumière. Certains des caractères se retrouvent, à vrai dire, dans l'un et l'autre cas : mais le séjour dans le sol a eu pour effet d'amener certaines modifications de structure que l'on ne retrouve jamais dans la feuille aérienne, à quelque moment de son développement que ce soit.

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES

eps. Épiderme supérieur ; *épi.* Épiderme inférieur ; *ct.* Cuticule ; *fl.* Faisceau libéroligneux ; *b.* Bois ; *l.* Liber ; *pal.* Tissu palissadique ; *lac.* Tissu lacuneux ; *par.* Parenchyme homogène ; *col.* Collenchyme.

PLANCHE I

- | | |
|---|----------------------|
| Fig. 1. — <i>Glyceria aquatica.</i> | Écaille souterraine. |
| Fig. 2. — <i>Id.</i> | Gaine aérienne. |
| Fig. 3. — <i>Id.</i> | Limbe aérien. |
| Fig. 4. — <i>Helleborus odor.</i> | Écaille souterraine. |
| Fig. 5. — <i>Id.</i> | Feuille aérienne. |
| Fig. 6. — <i>Asparagus officinalis.</i> | Écaille aérienne. |
| Fig. 7. — <i>Id.</i> | Écaille souterraine. |
| Fig. 8. — <i>Colchicum autumnale.</i> | Limbe aérien. |
| Fig. 9. — <i>Id.</i> | Écaille souterraine. |

PLANCHE II

- | | |
|--|----------------------|
| Fig. 10. — <i>Hyacinthus orientalis.</i> | Limbe aérien. |
| Fig. 11. — <i>Id.</i> | Écaille souterraine |
| Fig. 12. — <i>Mentha aquatica.</i> | Écaille souterraine. |
| Fig. 13. — <i>Id.</i> | Limbe aérien. |
| Fig. 14. — <i>Heracleum Sphondylium.</i> | Limbe aérien. |
| Fig. 15. — <i>Id.</i> | Écaille souterraine. |
| Fig. 16. — <i>Monotropa Hypopitys.</i> | Écaille souterraine. |
| Fig. 17. — <i>Id.</i> | Écaille aérienne. |

PLANCHE III

- | | |
|---|-------------------|
| Fig. 18 et 19. — <i>Glechoma hederacea.</i> | Limbe aérien. |
| Fig. 20 et 21. — <i>Id.</i> | Limbe souterrain. |
| Fig. 22. — <i>Lysimachia Nummularia.</i> | Limbe aérien. |
| Fig. 23. — <i>Id.</i> | Limbe souterrain. |
| Fig. 24. — <i>Veronica officinalis.</i> | Limbe aérien. |
| Fig. 25. — <i>Id.</i> | Limbe souterrain. |

PLANCHE IV

- Fig. 26. — *Lamium Galeobdolon*. Rhizome déterré et placé à la lumière.
 Fig. 27. — *Saponaria officinalis*. Id. Id.
 Fig. 28. — *Lysimachia vulgaris*. Id. Id.
 Fig. 29. — Id. Coupe transversale de l'écaille E.
 Fig. 30. — Id. Id. de l'écaille E'.
 Fig. 31. — Id. Id. de l'écaille E''.

Vu et approuvé :

Paris, le 15 Décembre 1899.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer,

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Anatomie comparée de l'encéphale chez les Vertébrés.

GÉOLOGIE. — L'Auvergne ; évolution géologique.

Vu et approuvé :

Paris, le .. Mars 1900,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

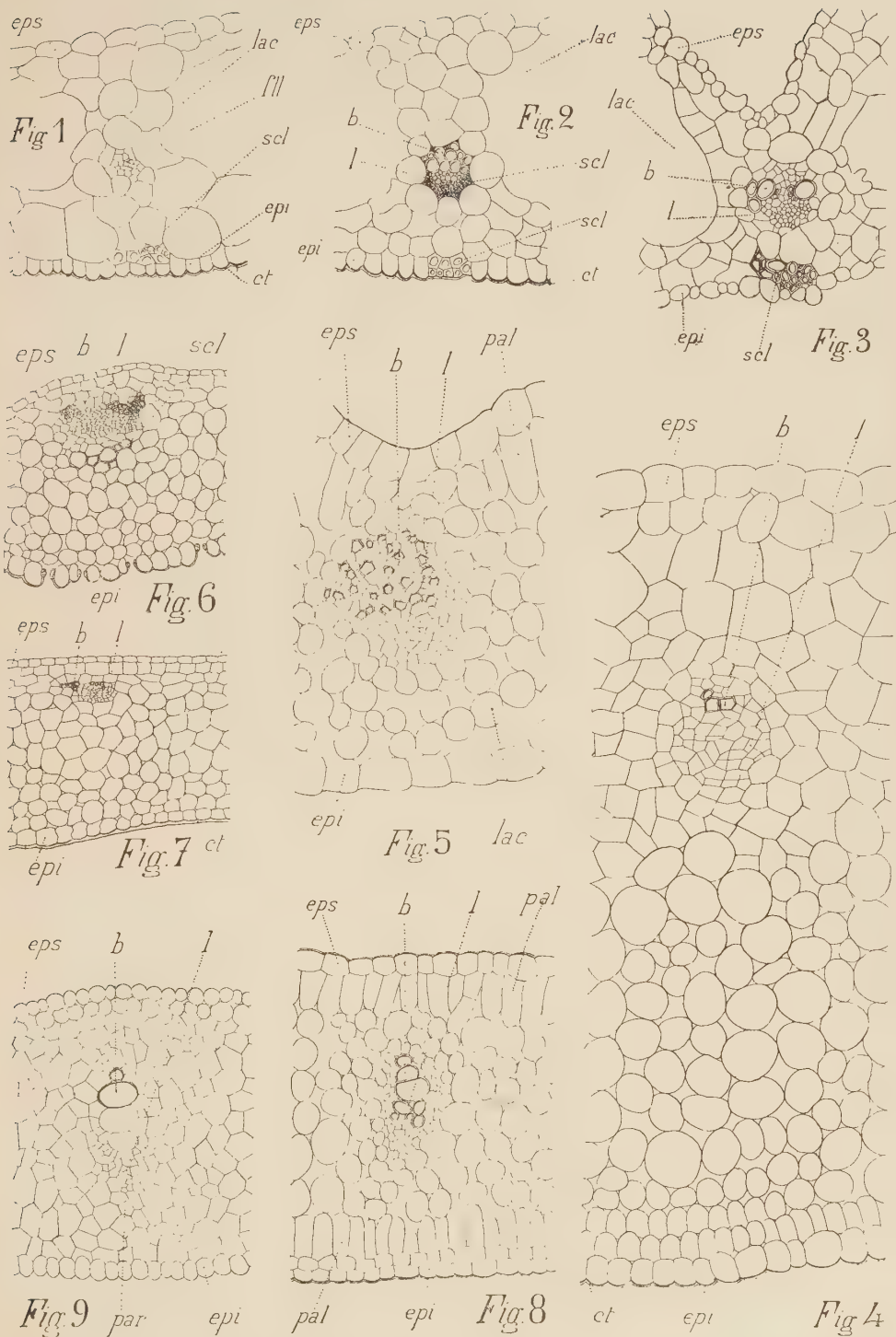
G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer,

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

LILLE. — IMP. LE BIGOT FRÈRES



Thomas del.

Bertin sc.

Anatomie comparée des feuilles souterraines

Glyceria aquatica (1 à 3). — *Helleborus odoratus* (4 et 5)
Asparagus officinalis (6 et 7). — *Colchicum autumnale* (8 et 9)

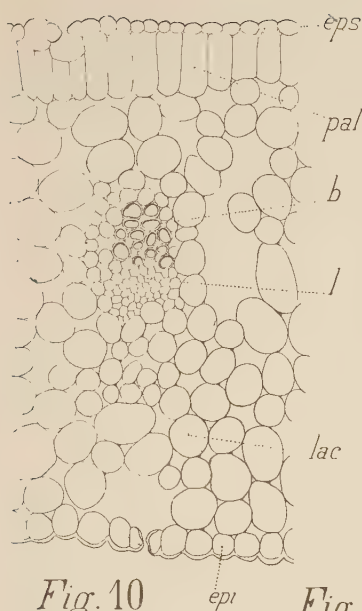


Fig. 10

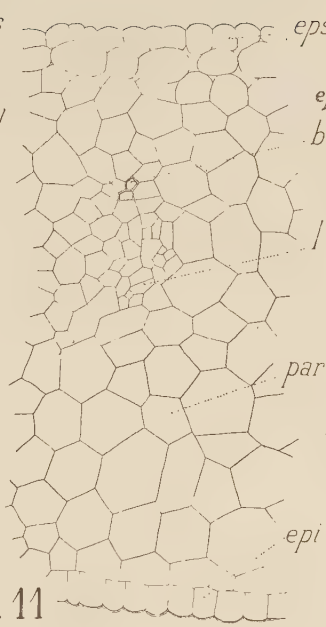


Fig. 11

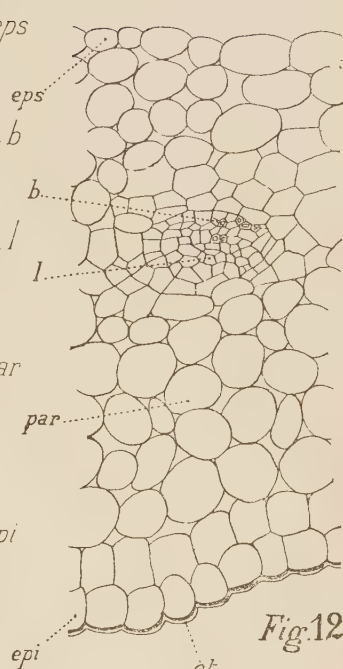


Fig. 12

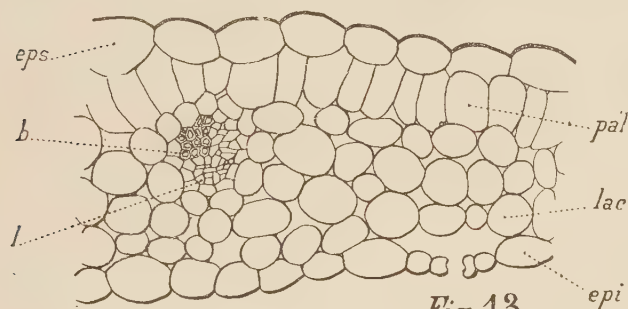


Fig. 13

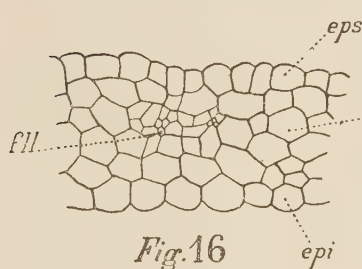


Fig. 14



Fig. 15

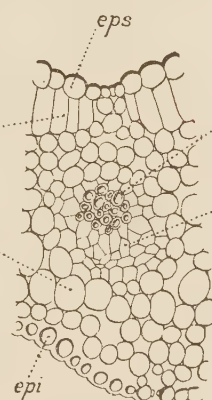


Fig. 16



Fig. 17

Thomas del.

Bertin sc.

Anatomie comparée des feuilles souterraines.

Hyacinthus orientalis (10 et 11). — *Mentha aquatica* (12 et 13)
Heracleum Sphondylium (14 et 15). — *Monotropia Hypopitys* (16 et 17)

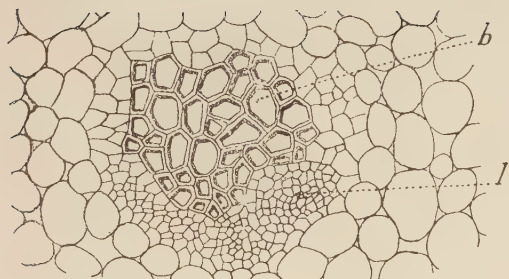


Fig. 18

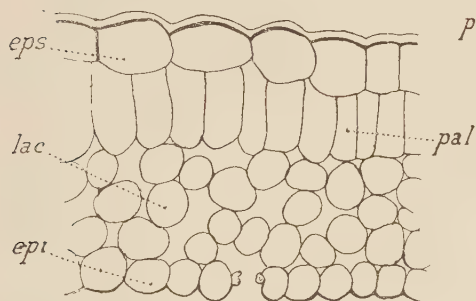


Fig. 19

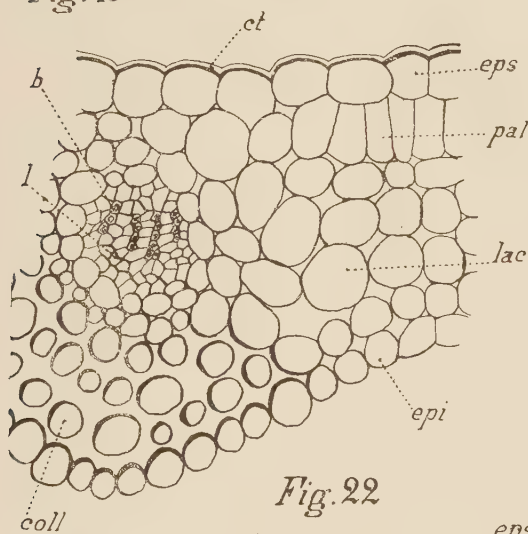


Fig. 22

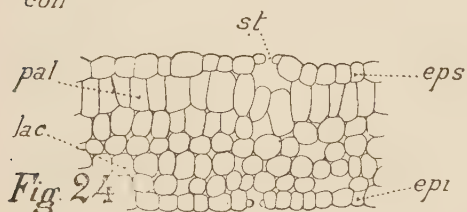


Fig. 24



Fig. 20

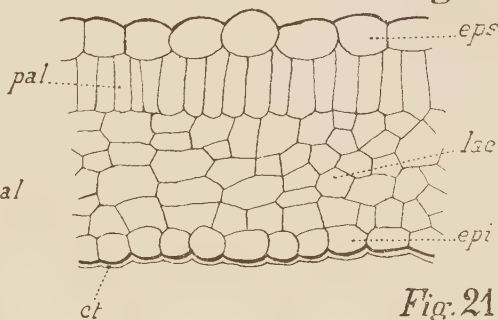


Fig. 21

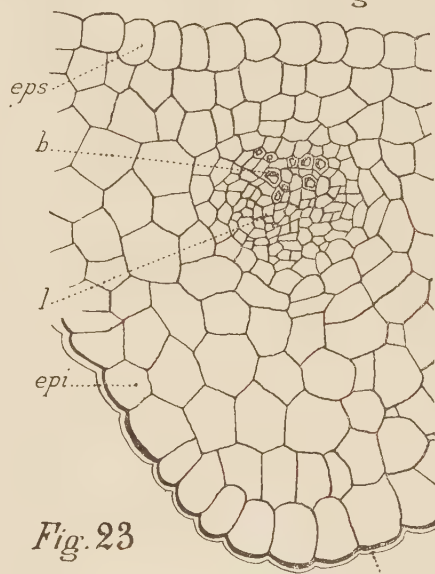


Fig. 23

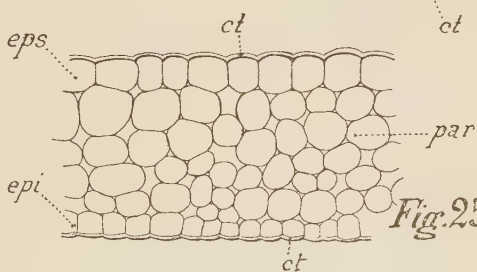


Fig. 25

Thomas del.

Bertin sc.

Anatomie expérimentale des feuilles souterraines.

Glechoma hederacea (18 à 21)

Lysimachia Nummularia (22 et 23). — *Veronica officinalis* (24 et 25)

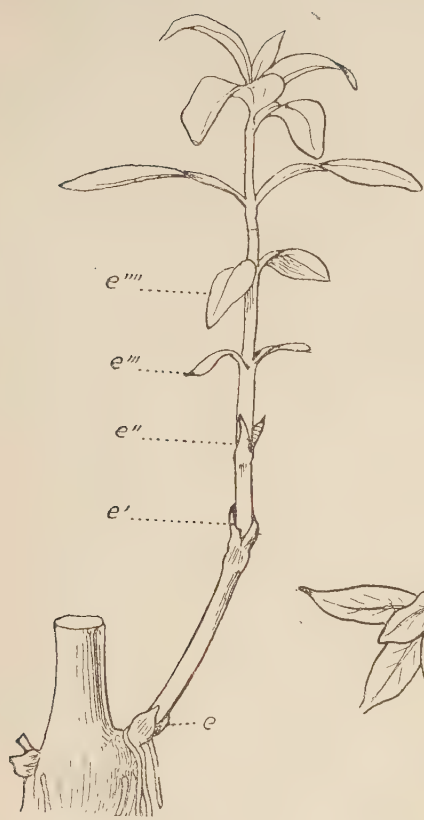


Fig. 27

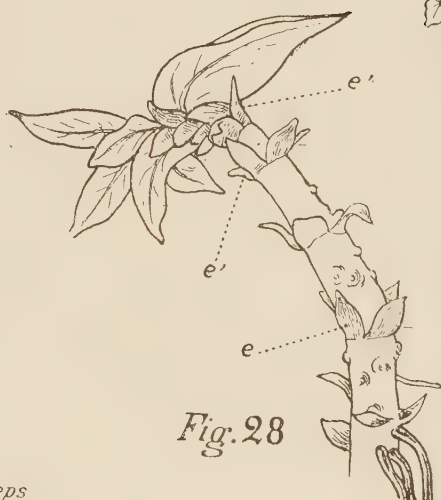


Fig. 28



Fig. 26

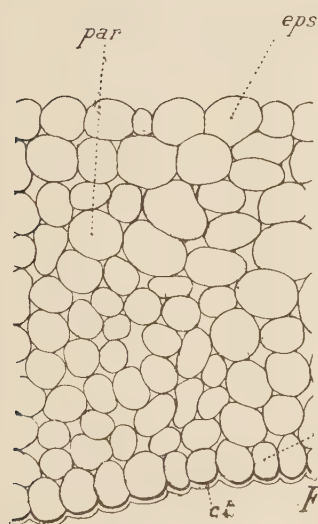


Fig. 29

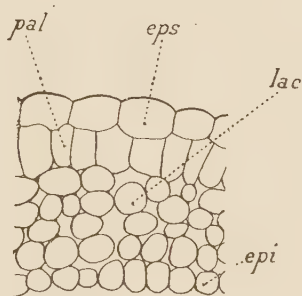


Fig. 31

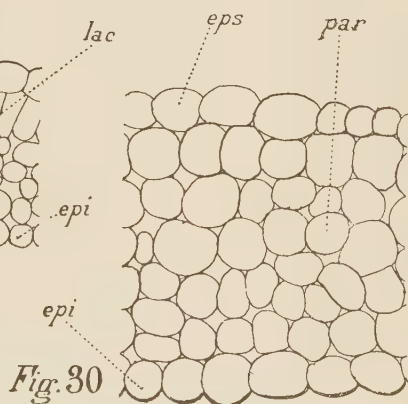


Fig. 30

Thomas del.

Bertin sc.

Anatomie expérimentale des feuilles souterraines.

Lamium Galeobdolon (26). — *Saponaria officinalis* (27)

Lysimachia vulgaris (28 à 30)

